Der Thallus von Balanophora, anatomisch-physiologisch geschildert

von

Max Strigl,

gew. Assistent am botanischen Institut der k. k. Universität Innsbruck.

Aus dem botanischen Institut der k. k. Universität Innsbruck.

(Mit 3 Tafeln und 9 Textfiguren.)

Untersuchungen, ausgeführt unter Benützung der von Prof. Dr. E. Heinricher von seiner Studienreise nach Java mitgebrachten Materialien.

(Vorgelegt in der Sitzung am 22. Oktober 1908.)

In seiner Abhandlung »Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Balanophora*« schildert Heinricher[1] den Entwicklungsgang unserer Kenntnisse vom Thallus der *Balanophora* und gibt derselbe ein Resumé über die verschiedenen Auffassungen, welche einerseits deren Knollen als solche in morphologischer, beziehungsweise in biologischer Hinsicht, andrerseits die die Knollen durchziehenden Nährwurzeläste erfahren haben. Sodann verdanken wir den Untersuchungen, welche Heinricher an *B. globosa* und *B. elongata* anstellte, vor allem eine präzise Bezeichnungsweise in der Schilderung des anatomischen Baues der *Balanophora*-Knolle, während die bisher übliche Terminologie in manchen Punkten vag oder direkt unrichtig war.

Vorliegende Arbeit bildet eine Fortsetzung der eben zitierten Schrift. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Prof. Dr. E. Heinricher, für die erteilten Winke und Ratschläge den verbindlichsten Dank auszusprechen.

Ich teile die Arbeit der besseren Übersicht halber in folgende Kapitel:

---

[1] Diese Sitzungsberichte, 1907, p. 439 ff.

I. Orientierung über den primären Sitz und die sekundäre Ausbreitung des Thallus von *Balanophora*.

II. Gestalt und Inhalt der Thalluszelle. Näheres über das Vordringen des Thallus und dessen Einfluß auf das Gewebe der Wirtspflanze.

III. Die Verbindung von Thallus und Knollengewebe. Zusammenfassende Charakterisierung des Thallus als Absorptionsgewebe des Parasiten.

IV. Die Bildung neuer Thalluselemente. Embryonales Parasitengewebe oberhalb der Spitzen von Nährwurzelästen.

V. Die Beziehungen der knolleneigenen Leitbündel zu den Nährwurzelästen und die Verteilung beider in der Knolle.

Zur Untersuchung gelangten Knollen von *B. globosa* und *B. elongata*, beiderlei Arten samt Stücken der zugehörigen Nährwurzel.[1] Außerdem verfügte ich über Knollen einer unbestimmten Art, welche mit einer größeren Sendung von Knollen der *B. globosa* im Mai 1907 durch die Güte des Herrn Direktors des botanischen Gartens zu Buitenzorg, Dr. M. Treub, in den Besitz des botanischen Institutes zu Innsbruck kamen.[2]

Der Methodik halber sei noch die Bemerkung vorausgeschickt, daß die der Arbeit zugrunde liegenden Beobachtungen

---

[1] Diese Objekte bot die Sammlung, welche Prof. Heinricher in Java erwarb. *A.* Von *Balanophora globosa* untersuchte ich: *a)* eine Knolle von zirka $2^1/_2$ *cm* Durchmesser; *b)* eine Knolle von annähernd gleicher Größe, beim Einsammeln zerstückelt und so in Sublimat-Alkohol fixiert; *c)* ein Knöllchen von $1^1/_2$ *cm* Dicke; *d)* ein Knollenstück mit junger ♀ Infloreszenz (Fig. 1 auf Taf. III); *B.* von *B. elongata*: *a)* eine Knolle von $2^1/_2$ *cm* Längen- und $1^1/_2$ *cm* Dickendurchmesser; *b)* ein Knöllchen von 1 *cm* Durchmesser, fixiert mit Sublimat-Alkohol (es ist das in Tafelfig. 3 bei Heinricher, l. c., links abgebildete Knöllchen); *c)* den 1 *cm* dicken Seitenast eines größeren Knollenaggregates; *d)* ein Knollenstück mit ♀ Infloreszenz (Fig. 2, Taf. III).

[2] Laut brieflicher Mitteilung Dr. Treub's war diese Art in Buitenzorg bisher unbekannt. Dem Habitus nach ähneln die Knollen stark der *B. multibrachiata* Fawcett (vgl. Fawcett, »On new species of Balanophora and Thonningia« in The Transactions of the Linnean Society of London, Ser. 2, Vol. II, Pl. 34, Fig. 15). Da jedoch die Identität nicht sichergestellt ist, soll diese Art, wo ihrer im Verlauf der Abhandlung Erwähnung geschieht, als *Balanophora* sp. (*B.* sp.) von der *B. globosa* und *B. elongata* unterschieden werden. Ein verarbeitetes Endstück eines Knollenastes dieser *B.* sp. mit ♀ Infloreszenz zeigt Fig. 3 auf Taf. III.

an Freihandschnitten gemacht wurden, die ich, um besseren Einblick zu gewinnen, mittels Äther vom Balanophorin[1] befreite. Wo aus speziellen Gründen eine Ätherbehandlung unterblieb, habe ich dies im Texte vermerkt.

I. Orientierung über den primären Sitz und die sekundäre Ausbreitung des Thallus von Balanophora.

Die Existenz eines intramatrikalen Thallus bei *Balanophora* in den außerhalb der Knolle gelegenen Nährwurzelpartien, wie ihn Beccari[2] für *B. reflexa* und Solms-Laubach[3] außerdem auch für *B. indica* beschreiben, ist durch die Untersuchungen Heinricher's an *B. globosa* und *B. elongata* stark in Frage gestellt. Heinricher schreibt:[4] »Erst in der Region, wo die Wurzel seitlich bereits vom Knollenparenchym der *Balanophora (globosa)* begrenzt war, konnte ein Thallus nachgewiesen werden. Seine sehr großzelligen Elemente sind recht auffallend und weit verschieden von den Thalluszellen der Rafflesiaceen und den Abbildungen, die Beccari vom intramatrikalen *Balanophora*-Thallus gibt«. Desgleichen für das sehr jugendliche Knöllchen von *B. elongata* (Tafelfig. 3, links, in seiner Abhandlung): »In keinem Schnitte (durch die Nährwurzel) wurden Thalluszellen gefunden, nur in der knöllchenartig verdickten, zum Schlusse untersuchten Partie unter der *Balanophora* waren solche vorhanden«.

Es war darum von Interesse, das Verhalten der zwar unbekannten, aber von *B. globosa* und *B. elongata* jedenfalls verschiedenen javanischen *Balanophora*, von der ich oben Erwähnung machte, zu prüfen. Ich untersuchte eine Nähr-

---

[1] Balanophorin ist bekanntlich jene von Goeppert so benannte harz- oder wachsähnliche Substanz, welche das Knollenparenchym von *Balanophora* in strotzender Menge erfüllt (vgl. Goeppert, »Über den Bau der Balanophoren sowie über das Vorkommen von Wachs in ihnen und anderen Pflanzen« in Acta acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur., Vol. XVIII, Suppl. p. 236).

[2] Beccari, »Illustrazione di nuove specie di piante Bornensi: Balanophoreae« in Estratto dal Nuovo Giornale Botanico Italiano, Nr. 2 (1869), Firenze.

[3] Solms-Laubach, »Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoreen« (Abhandlungen der Naturf. Gesellsch., Bd. XIII).

[4] Heinricher, l. c., p. 445 bis 447.

wurzel an Querschnitten in der Entfernung von einigen Zentimetern vom Ansatzpunkt der Knolle und verfolgte hierauf jeden Schnitt bis zur Ansatzstelle. Keiner zeigte Thalluselemente. Erst die hypertrophische Partie unter der Knolle erwies sich reichlich durchsetzt von Thallus. Es bestätigt sich sonach auch an dieser *B.* sp., daß eine Ausbreitung des Thallus auf irgend weitere, außerhalb der Knolle befindliche Bezirke der Nährwurzel nicht stattfindet.

Da es nach Heinricher für *B. globosa* und *B. elongata* zum mindesten »sehr wahrscheinlich ist, daß jede Knolle einem Samen ihren Ursprung verdankt«,[1] welche Ansicht ich auch auf die *B.* sp. ausdehne, sind die an der bezeichneten Stelle gelegenen Thallusmassen als der primäre Thallus anzusehen. Als Anfangsprodukt der Samenkeimung üben sie auch als erste, gegenüber später hinzukommenden homologen Elementen, die Funktionen eines Thallus aus.

Von diesem verhältnismäßig sehr eingeschränkten Raume breitet sich nun der Thallus innerhalb sämtlicher in die Knolle hinein und mit derselben mitwachsenden Nährwurzelausstrahlungen aus.[2] Den gesamten, in den Nährwurzelästen wuchernden Thallus können wir als sekundären dem Primärthallus gegenüberstellen, da er einerseits eine zeitlich spätere Bildung darstellt, andrerseits ein sekundäres, erst durch den Reiz des Parasiten entstandenes Nährgewebe (die Wurzelausstrahlungen) besiedelt.[3]

---

[1] Heinricher, l. c., p. 462.

[2] Die Entdeckung des in den Nährwurzelausstrahlungen befindlichen Thallus verdanken wir Solms-Laubach; vgl. l. c., p. 33 des Separatdruckes.

[3] Heinricher spricht im Anschluß an Rob. Brown, Nees v. Esenbeck und Unger den Gedanken aus, die *Balanophora*-Knolle sei eine pflanzliche Gallenbildung; speziell erblickt Heinricher in der Knolle ein symbiontisches Gebilde, bestehend aus den Wirtswurzelausstrahlungen einerseits, andrerseits aus den Geweben des Parasiten. Die ersteren vergleicht er treffend mit den Hexenbesen; er sagt, man könnte sie förmlich als »Wurzelhexenbesen« bezeichnen; vgl. l. c., p. 463.

Bezüglich der von den bisherigen Ansichten gänzlich abweichenden, in neuester Zeit gebrachten Darstellung Van Tieghem's, diese Nährwurzelauszweigungen seien die »Zentralzylinder (Stelen) des *Balanophora*-Rhizoms«, also dem Parasiten eigene Strangsysteme, ferner seine Deutung des Thallus als

Schon bei dem so jungen, von Heinricher untersuchten Knöllchen von *B. elongata* sind diese Nährwurzelausstrahlungen vom kontinuierliche, axiale Längsreihen bildenden Thallus durchzogen. Bei einem nicht viel größeren Knöllchen der *B. globosa*[1] fand ich das Gleiche. Ebenso sind in älteren Knollen die Nährwurzeläste bis in die äußersten Spitzen vom Thallus durchsetzt. An den Enden dieser Äste sind die Thalluszellen regelmäßig sehr jung. Ich verweise hier nur vorläufig auf Fig. 3, Taf. II. Weiteres über das Entstehen dieses jungen Thallus, sowie insbesondere auch über die Wachstumsfähigkeit solcher »Wurzelspitzen« wird in einem späteren Absatz folgen. Mit dem bisher Gesagten soll nur ein flüchtiger Überblick über die Verteilung des Thallus in den der Wirtspflanze angehörigen Wurzelpartien gewonnen sein.

II. Gestalt und Inhalt der Thalluszellen. Näheres über das Vordringen des Thallus und dessen Einfluß auf das Gewebe der Wirtspflanze.

Eines der auffallendsten Merkmale der Thalluszellen von *Balanophora* ist ihre erhebliche Größe. Schon Solms-Laubach[2] gedachte dieser Eigenschaft und man wird sich aus der Betrachtung der hier gebrachten Abbildungen leicht davon überzeugen. Wenn wir von sehr jungen Thalluszellen oder von solchen, die sich unter schlechten Ernährungsbedingungen befinden,[3] absehen, läßt sich die Unterscheidung von

---

eines Sekretionsapparates (Van Tieghem, »Sur les Inovulées. Première partie.« Extrait des Ann. Sc. Nat. Bot., 9e série, tom. VI, Paris 1907) verweise ich auf die Stellungnahme Heinricher's in seiner Schrift »Ph. Van Tieghem's Anschauungen über den Bau der *Balanophora*-Knolle«, welche kürzlich in diesen Berichten erschienen ist. Übrigens werden auch im Verlauf dieser Abhandlung die genannten und noch andere Differenzen in der Auffassung Van Tieghem's wiederholt zur Sprache kommen müssen.

[1] Das in der Anmerkung 1 unter *A, c* auf p. 1128 angegebene Knöllchen.

[2] Solms-Laubach, l. c., p. 32: »Sie sind leicht zu erkennen, einmal ihrer auffallenden Größe wegen, die gegen die der umgebenden Zellen oft so absticht, daß sie beim ersten Anblick mitunter wie Lücken oder Höhlungen im Gewebe erscheinen.«

[3] Heinricher fand bei Untersuchung der hypertrophischen Nährwurzelpartie unter dem jungen Knöllchen von *B. elongala*, gegenüber dessen Ansatz,

Thallus und Wirtsgewebe schon auf Grund der enormen Größendifferenz mit Sicherheit treffen. Von Interesse ist auch ein diesbezüglicher Vergleich des *Balanophora*-Thallus mit jenem der Rafflesiaceen, beispielsweise dem einer *Brugmansia*,[1] wonach die Elemente des erstgenannten Thallus die des anderen an Größe weit überragen. Die Erklärung dieser Erscheinung vom physiologischen Standpunkt soll uns später noch beschäftigen.

Hinsichtlich der Form der Thalluszellen als körperliche Gebilde kombinieren wir am besten die Ansichten, welche in längs- und quergetroffenen Nährwurzelästen in der Regel zu beobachten sind. Der Querschnitt durch solche zeigt im allgemeinen mehr weniger kreisförmige, der Längsschnitt hingegen vorwiegend ellipsoidische Umrisse. Es hat also die Thalluszelle durchschnittlich die Gestalt einer in die Länge gezogenen Blase. Die Zellen des Primärthallus weisen keine derartige Orientierung zum Wirtsgewebe auf, sie durchziehen eben dasselbe nach den verschiedensten Richtungen. Es finden sich aber des öfteren Abweichungen von der eben beschriebenen Gestalt der Thalluszellen. So entsenden beispielsweise besonders die Zellen des Primärthallus dünne Fortsätze in das umgebende Wirtsgewebe, wodurch sie die Form von Blasen mit englumigen Ausstülpungen erhalten (vgl. Thalluszelle *T* in Fig. 1, Taf. II). Das trifft auch häufig bei den später zu besprechenden, das Gewebe der Nährwurzeläste quer durchsetzenden Thalluselementen zu (siehe Fig. 4 und 5 im Texte).

Ein deutliches Erkennen der Thallusmembranen ist manchmal sehr erschwert, mitunter unmöglich. Auf den ersten Blick scheinen sie, wenigstens dort, wo sie an verholztes Gewebe

---

Balanophora-Gewebe mit einem kleinzelligen Thallus (vgl. l. c., Textfig. 3 nebst Erläuterung p. 451, 452). Hier lag, wie ich schon an anderer Stelle (Strigl, »Der anatomische Bau der Knollenrinde von *Balanophora*«, diese Berichte, Bd. CXVI, Abt. I, p. 1054) erwähnte, eine verkümmerte Knollenanlage vor. Die Kleinzelligkeit des Thallus ist hier entschieden ein Ausdruck der dürftigen Ernährungsverhältnisse, denen er infolge der Nachbarschaft eines kräftiger saugenden Thallus ausgesetzt ist.

[1] Zum Studium des *Brugmansia*-Thallus stand mir ebenfalls Material aus der Javasammlung Prof. Heinricher's zur Verfügung.

grenzen, ziemlich derb zu sein. Man vergleiche hiezu Fig. 1 auf Taf. I. Bei genauerem Zusehen oder vielmehr nach Anwendung differenzierender Reagentien, etwa von Chlorzinkjod, findet man, daß die Wand der Thalluszelle nur aus einem dünnen Häutchen besteht. Mit Chlorzinkjod färbt es sich violett, ist demnach Cellulose. Das gleiche Reagens färbt die außen anhaftende Schichte braun. Letztere gehört gar nicht zur Thallusmembran, sondern ist geflossene Holzmasse, das Produkt der lösenden Wirkung des *Balanophora*-Thallus auf benachbarte verholzte Wandungen des Wirtsgewebes. Besonders instruktiv sind Fälle, wo ein derartiger Belag der Thalluszellen nur einseitig auftritt, wo nämlich diese nur einseitig an Holzelemente grenzten. Die genannte lösende Einwirkung des Thallus geht häufig so weit, daß um die Thalluszellen herum ganze Inseln geflossener Holzmassen entstehen, die schon am unbehandelten Schnitte durch ihre gelbbraune Färbung auffallen. Es ist klar, daß diese Erscheinung mit der Ausbreitung des Thallus im Zusammenhang stehen muß. Wo immer demselben widerstandsfähigere Elemente hindernd in den Weg treten, erfolgt zunächst eine Aufweichung ihrer Wände, die bis zur vollständigen Lösung fortschreiten kann.[1]

Solches konnte ich besonders innerhalb der Nährwurzelhypertrophie des kleinen Knöllchens von *B. elongata* beobachten. Hier zeigten sich enorme Zerstörungen des Holzkörpers durch

[1] Heinricher macht an dem in Fig. 4 und 5 seiner Tafel wiedergegebenen Querschnitt durch den Basalteil der jungen Knolle von *B. elongata* auf die daselbst auftretenden dunklen Flecke aufmerksam und sagt (l. c., p. 448): »Es sind durch den Parasiten abgetötete, am Präparat gebräunte oder gelbliche Gewebspartien im Nährwurzelgewebe«. Ganz ähnliche Verhältnisse herrschen bei den einem Haustorialfortsatz von *Lathraea* anliegenden Gewebspartien der Nährwurzel (vgl. Heinricher, »Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurzarten«, Breslau 1895, Taf. V, Fig. 11). Während man aber nach Heinricher (l. c., p. 50) die glatte Perforation von Holzelementen durch vordringende Haustorialschläuche der *Lathraea Squamaria* sehr deutlich beobachten kann (siehe auch in der zitierten Arbeit Fig. 4 auf Taf. IV und Fig. 1 auf Taf. V), ist ein Durchwachsen einzelner verholzter Wirtsgewebselemente seitens der Thalluszellen von *Balanophora* schwer zu erkennen, und zwar aus dem Grunde, weil die Thalluszellen weitaus größer sind als die Elemente des Wirtsgewebes.

den Thallus. Fig. 2, Taf. I und Fig. 1, Taf. II stellen Längsschnitte von dieser Partie dar. Ersterer war mit basischem Fuchsin und Pikrinsäure gefärbt worden. Die Wände der Thalluszellen sind nicht ganz leicht zu verfolgen, bei *d* ist eine Wandpartie vom benachbarten Wirtsgewebe abgehoben, daher besser ersichtlich. Bei *c* sehen wir von unten durchschimmernde, tracheale Elemente, die nur ganz schwach von der Tinktion angenommen haben und augenscheinlich vom Thallus bereits stark angegriffen sind. In der Gegend von *a* finden sich reichlich geflossene Massen und derbe Membranen oder Leisten, deren Herkunft nicht ganz sicher ist. Zelle *T* preßt infolge ihres bedeutenden Turgordruckes die rechts benachbarte Gefäßwand ein, die ober und unter ihr zum Vorschein kommenden, wahrscheinlich im Verbande gewesenen trachealen Elemente, dürften von ihr angefressen sein.

Der Fig. 1 auf Taf. II liegt ein mit Delafield's Haematoxylin tingiertes Präparat zugrunde. Die Wand der großen Thalluszelle *T* gibt sich hier besser zu erkennen. Mit *a* sind wiederum größere Ansammlungen geflossener, gummöser Substanzen bezeichnet.

Vergleichen wir noch Fig. 1, Taf. I. Diese zeigt uns eine Partie Nährwurzelgewebe nach einem Querschnitt in jener basalen Region des gleichen Knöllchens, wo sich der Wurzelast eben zur Teilung anschickt. Auch hier begegnen uns noch mehrfach geflossene Massen, so bei *a* und umfangreichere bei *a'*.

Nach Beccari erfolgt das Vordringen der Thalluszellen im Wirtsgewebe ausschließlich durch Auseinanderzwängen seiner Elemente.[1] Wir müssen aber im Auge behalten, daß Beccari einen Thallus mit der hier beschriebenen Größe seiner Zellen nicht darstellt. Man vergleiche hierüber seine Abbildungen. Der erste Versuch vordringender Thalluszellen

[1] Beccari, l. c., p. 5: »Esaminando queste cellule in una sezione longitudinale (Tav. III, Fig. 4, f. f.) compariscono fra mezzo ai clostri riunite in gruppetti di 3—4 o poche più sovrapposte, con le due estreme assottigliate, quasichè cercassero farsi un passaggio fra fibra e fibra, camminando non sempre nella medesima direzione dell' asse, ma tortuosamente per dove possono più facilmente farsi strada«.

mag übrigens tatsächlich darin bestehen, sich zwischen den Elementen des Wirtsgewebes einzuzwängen. Dafür sprechen wohl die bereits erwähnten, öfters zu beobachtenden Fortsatzbildungen. Sobald sich aber diese auszudehnen beginnen, kommt es unzweifelhaft zur Quetschung und mehr minder weitgehenden Erweichung und Auflösung des umgebenden Gewebes.

Die gelbbraunen, geflossenen Massen, welche sich häufig in der Umgebung des Thallus finden, wurden im vorhergehenden schon wiederholt als deutliche Anzeichen der lösenden Einwirkung des Thallus auf verholzte Wandungen des Wirtsgewebes gedeutet und wir werden diese Fähigkeit des Thallus entschieden auf die Produktion eines Holzsubstanz lösenden Fermentes, einer Xylase, zurückzuführen haben. Daß die Lösung von Cellulosewänden des Wirtsgewebes, welche vom Thallus offenbar vermittels ausgeschiedener Cytasen vollzogen wird, spurlos bleibt, mag wohl daher rühren, daß die verflüssigten Cellulosesubstanzen vom Thallus als Nährstoffe vollends aufgebraucht werden.

Wenn nach dem Gesagten eine zum Teil sehr umsichgreifende Erweichung und partielle Lösung verholzten Wirtsgewebes seitens des Primärthallus als Folgeerscheinung seiner Ausbreitungstendenz zustande kommt, so wirken andrerseits die sekundären Thallusketten meist weniger stark lösend auf die Wände des Nährgewebes ein. Geflossene Massen gelöster Holzsubstanz finden sich aber, wie wir gleich sehen werden, auch hier. Der Grund des verschiedenen Verhaltens liegt zum Teil in der eigenartigen, später ausführlich zu besprechenden Weise, wie dieser Sekundärthallus in sein Nährgewebe gelangt, zum Teil aber auch in dem weitaus geringeren Widerstand, den ihm der Holzkörper der Nährwurzeläste bietet. Letzterer ist viel schwächlicher gebaut als jener der basalen Wurzelhypertrophie, weil die Konkurrenz des Parasiten, der dem Wirt den Großteil des Bildungsmateriales entzieht, hier schon stark fühlbar wird.

Trotz der Ausbreitung im Gewebe der Nährpflanze bildet aber der Thallus doch immer ein geschlossenes System. Einer gegenteiligen Bemerkung Beccari's gegenüber machte schon

Heinricher auf den stets vorhandenen, gegenseitigen Anschluß der Thalluszellen aufmerksam.[1] Wenn ich hier in Kürze die Beschaffenheit der gemeinsamen Berührungswände der Thalluszellen erörtere, muß ich einer Bemerkung Van Tieghem's begegnen, der l. c., pag. 155 schlechthin von horizontalen Zwischenwänden der in Längsreihen verlaufenden »Sekretionszellen« (recte Thalluszellen) spricht.[2] Solche kommen gewiß häufig vor, sind aber durchaus keine fixe Regel. Ebenso häufig sind die den Zusammenhang vermittelnden Zwischenwände mehr minder schief gestellt, und nicht selten erfolgt der Anschluß überhaupt seitlich (vgl. zur Illustration dessen Textfig. 3 und Fig. 3 auf Taf. II).

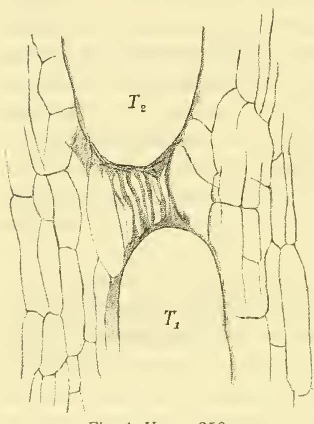


Fig. 1. Vergr. 350.

Eine Ausnahme von der Regel des festen Zusammenhanges schien das Thallusgewebe in Längsschnitten durch Nährwurzeläste der in der Anmerkung 1 auf p. 1128 unter *B, a* angegebenen Knolle von *B. elongata* zu machen. Hier waren die einzelnen Zellen ganzer Ketten je um ein kleines Stück voneinander getrennt. Die Fig. 1 und 2, denen mit Eau de Javelle behandelte Präparate zugrunde liegen, zeigen die Enden je zweier übereinanderstehender, aber nicht zusammenhängender

[1] Heinricher, l. c., p. 449: »Oft scheinen die Thalluszellen isoliert im Nährgewebe zu liegen, doch ist der Zusammenhang im Raume stets gewahrt und nachweisbar«. Vgl. auch die Fußnote auf der gleichen Seite.

[2] Nebenbei bemerkt ist es aber auch nicht ganz verständlich, wenn Van Tieghem von denselben »Sekretionszellen« in dem einen Satze (l. c., p. 155) schreibt: »In diesem Holzteil sieht man sehr große, isolierte, zylindrische Zellen....« und im nächsten Satze weiterfährt: »sie sind ein wenig länger als breit, besitzen feste und horizontale Zwischenwände und sind in längsgestreckten Reihen übereinander gelagert«.

Thalluszellen T_1 und T_2. Im Zwischenraum der Thalluszellen sind eigentümliche, dünne oder auch derbere Fäden ausgespannt, die ihrer Natur nach identisch sind mit den früher geschilderten, geflossenen Massen gelöster Holzsubstanz. Mit *a* ist in Fig. 2 die Membran einer an T_1 und T_2 anschließenden, schief abgehenden Thalluszelle bezeichnet. Diese am konservierten Material beobachtete Isolierung der Thalluszellen kann an der lebenden Knolle nicht vorhanden gewesen sein. Die Ursache der Erscheinung liegt einzig in einer verlangsamten Einwirkung des Fixierungsmittels, wobei sich die Thalluszellen kontrahierten.[1] Die Richtigkeit dieser Erklärung beweist erstlich die fädige Gestalt der in den Zwischenraum hereingezogenen, ursprünglich den Thalluszellen seitlich anhaftenden, gummösen Substanzen, die, falls die Trennung der Thalluszellen schon im lebenden Zustand der Knollen existiert hätte, sicherlich eingesunken wären. Ferner legt schon die Ausdehnung der Isolierung auf eine größere Zahl von Thalluszellen die gegebene Erklärung nahe. Es wäre unverständlich,

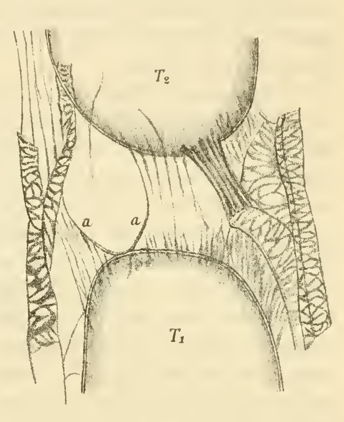


Fig. 2. Vergr. 350.

[1] Wir werden annehmen müssen, daß die Wände der großen blasenartigen Thalluszellen, die, wie im folgenden gezeigt wird, sich durch reichlichen Plasmagehalt auszeichnen, unter starkem Turgordruck stehen. Erfolgt das Eindringen des Fixierungsmittels (für diese Knolle war es gewöhnlicher Alkohol) nicht schnell genug, so kann die durch einige Zeit fortgesetzte Kontraktion der Thalluszellen schließlich wohl leicht zu einem Loslösen des Verbandes führen. Ich verweise hier rücksichtlich der Kontraktion auf ähnliche Verhältnisse, die Heinricher bei den im Leben äußerst turgeszenten und durch außergewöhnlich dehnbare Membranen ausgezeichneten Zellen des Schwellgewebes der Kapselklappen von *Lathraea Clandestina* gefunden hat. Nach Tötung durch Zufuhr

warum funktionierende Thalluszellen an beiden Enden sich von den anderen abtrennen sollten.

Wenden wir uns nunmehr zur Betrachtung des Inhaltes der Thalluszellen. Beccari gibt das Vorhandensein reichlichen Plasmas und großer Kerne als charakteristische Eigenschaft der Thalluselemente an.[1] Solms-Laubach bemerkt, nachdem er sich über die Größe dieser Zellen geäußert (l. c., p. 32): »Dann aber sind sie durch ihren Inhalt ausgezeichnet, der bei dem vorliegenden Alkoholmaterial stets in einem dichten, geronnenen, dunkelgelb gefärbten Klumpen besteht«. Dieser Klumpen erweist sich aber bei Anwendung des Millon'schen Reagens als plasmatische Substanz.

Plasma und Kern sind, von kleinen, hauptsächlich letzterem eingelagerten Körnchen vorläufig abgesehen, der gesamte und einzige Inhalt einer Thalluszelle, den man an konserviertem Material nachweisen kann. Nicht selten enthält eine Thalluszelle zwei Kerne, die sich an Größe gleichen oder auch verschieden groß sind. Im übrigen fehlt jede Spur von geformten Kohlehydraten, von Fett oder fettem Öle. Van Tieghem findet das Plasma der »Sekretionszellen« (rekte Thalluszellen) mit Öltröpfchen versehen (l. c., p. 155). Ich vermochte dergleichen nirgends zu beobachten oder etwa mit Alkannatinktur[2] nachzuweisen. Interessant ist schließlich der vollständige Mangel an Balanophorin. Bei der Untersuchung konservierten Materials bilden demnach den wesentlichen Inhalt einer Thalluszelle Eiweißstoffe, die uns in der Form von Zellplasma entgegentreten.

Wie schon bemerkt wurde, sind aber im Zellplasma und reichlicher noch in der Kernsubstanz eigenartige Körperchen eingebettet. Hinsichtlich ihrer Größe und der Masse ihres Auf-

---

von Alkohol verkleinern sich diese um ein Bedeutendes (siehe Heinricher, »Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*«, I. Mitteilung. Diese Sitzungsberichte, 1892, Taf. II, Fig. 3, *a* und *b*).

[1] Beccari, l. c., p. 6. Bezüglich der großen Zellkerne vgl. auch Heinricher, l. c., p. 449, ebenso Van Tieghem, l. c., p. 155.

[2] Wobei selbstverständlich eine vorherige Behandlung der Schnitte mit Äther (zur Entfernung des Balanophorins aus den Zellen des Knollenparenchyms) unterblieb.

tretens in den Kernen verweise ich zu vorläufiger Kenntnisnahme beispielsweise auf Fig. 1, Taf. I. Die Einschlüsse sind gegenüber der Kernsubstanz dunkler gehalten. Man sieht hier auch deutlich, wie die Kerne bei vermehrter Zahl der Einschlüsse anschwellen. Im Kerne fallen die in Rede stehenden Gebilde schon vor der Zufuhr von Reagentien zu den Schnitten auf, und man ist versucht, sie als verhältnismäßig große Eiweißkrystalle anzusehen, zumal an ihnen nicht selten annähernd regelmäßige, polyedrische Gestalten zu beobachten sind. Verschiedene Reaktionen, die ich auf ihre chemische Beschaffenheit anstellte, belehren jedoch eines anderen; sie sollen hier kurz besprochen werden.

Javell'sche Lauge löst die plasmatische Substanz der Kerne vollständig auf, verändert aber in keiner Weise die Einschlüsse. In konzentrierter Schwefelsäure unterliegen sie dem Verkohlungsprozeß. Anilinsulfat färbt sie schnell und sehr deutlich gelb, konzentrierte Thallinsulfatlösung (in 50prozentigem Alkohol) dagegen dunkelgelb bis braun. Phloroglucin-Salzsäure bewirkt schwache Rotfärbung. Bei Behandlung mit basischem Fuchsin und Pikrinsäure erfolgt dunkelrote Tinktion. Säurefuchsin sowie Kernschwarz werden nicht aufgenommen, ziemlich intensiv hinwiederum Hämatoxylin nach Delafield und Heidenhain'sches Eisenhämatoxylin, mit welchen sie sich sehr dunkel, nahezu schwarz färben.

Im ganzen verweisen diese Reaktionen auf einen den Holzsubstanzen zum mindesten sehr nahestehenden Körper. Was das Vorhandensein solcher Stoffe im Zellplasma anbelangt, finde ich ein Analogon bei den Haustorialschläuchen der *Lathraea* von Heinricher verzeichnet.[1] Als Einschlüsse von Kernen scheinen sie jedoch nirgends beschrieben zu sein. Zimmermann bespricht in seiner »Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes« (Jena 1896), p. 47, unter »Anderweitige Bestandteile des Kernes« mehrere Literatur-

---

[1] Heinricher, »Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurzarten«; Breslau 1895. Taf. III, Fig. 7. Die Erklärung dazu lautet: »Im Lumen des Haustorialschlauches erkennt man einen dichten, körneligen Inhalt. Derselbe hat sich mit Fuchsin in den dunkler dargestellten Teilen intensiv rot, in den heller gezeichneten schwach rosa gefärbt«.

angaben über das Vorkommen von Stärkekörnern innerhalb der Zellkerne. Er bezeichnet diese Angaben als höchst wahrscheinlich auf unrichtigen Beobachtungen beruhend und konstatiert bei zahlreichen, selbst nachuntersuchten Objekten, daß es sich dabei nicht um wirklichen Einschluß, sondern um bloßes Adhärieren der Stärkekörner an der Kernoberfläche handelt. Bei den Thalluskernen von *Balanophora* ist aber eine derartige Täuschung schon wegen der Größe der Kerne und derjenigen ihrer Inhaltskörper ausgeschlossen.[1]

Es erübrigt mir noch, über diverse Unterschiede im Vorkommen dieser Einschlüsse zu berichten und die vermutliche Art, wie sie in die Kerne gelangen, beziehungsweise ihre Bedeutung im Stoffwechselprozeß zu erörtern.

Bei sämtlichen untersuchten Knollen tauchten sie, was Größe und Zahl betrifft, dort am massigsten auf, wo der Thallus intensiver lösend auf Holzelemente des Wirtes eingewirkt hatte, also in der Nähe geflossener Massen. Ihr Dasein ist aber nicht an die Nachbarschaft verholzter Zellen gebunden. So zeigten die Kerne des jungen Thallus, der die verholzten Gewebes baren Spitzen von Nährwurzelästen einnimmt, die gleichen Einschlüsse, nur viel kleiner und weniger zahlreich. Ja, was noch merkwürdiger ist, sie sind überhaupt nicht auf die Kerne des Thallus beschränkt, sondern finden sich auch in denen des Knollenparenchyms, wenngleich wiederum stark reduziert nach Menge und Größe.

Jedenfalls ist der größere oder geringere Reichtum der Kerne an solchen Inhaltskörpern nicht ein Merkmal bestimmter *Balanophora*-Arten, vielmehr herrschen diesbezüglich Ver-

---

[1] Am besten konnte ich mich über die Tatsache des echten Einschlusses gerade durch das Verfolgen der Auflösung von Kernen mittels Eau de Javelle vergewissern. Ich behandelte einen Schnitt unter genauer Beobachtung eines Thalluskernes mit der genannten Lauge. Die Auflösung der Kernsubstanz vollzog sich ziemlich schnell; nur das aus verdichtetem Plasma bestehende Kernhäutchen leistete längeren Widerstand. Dabei ließ sich deutlich sehen, wie die Körperchen diesem von innen her anliegen. Als auch das Häutchen verschwunden war, schwammen dieselben auseinander. Nebenher sei noch erwähnt, daß es, da die Thalluszelle nicht angeschnitten war, gelang, die nunmehr in derselben frei herumliegenden Körperchen mit basischem Fuchsin und Pikrinsäure zu färben.

schiedenheiten von Knolle zu Knolle, auch innerhalb der gleichen Spezies. Als bestimmendes Moment kommt eben einzig der Grad der Zerstörung verholzten Wirtsgewebes in Betracht.

Von vornherein ist klar, daß derlei Kerneinschlüsse ein im Stoffwechselprozeß entstandenes Produkt darstellen. Auch hinsichtlich deren Herkunft aus verholzten und aufgelösten Wandungen des Wirtsgewebes wird sich nach dem Gesagten kaum zweifeln lassen. Eine sichere Aussprache über die Art und Weise, wie diese Körper ins Plasma und in die Kerne der Thalluszellen, ja selbst in die Zellkerne des Knollenparenchyms gelangen, ist bei der Schwierigkeit der Beantwortung solcher Fragen und der lange nicht hinreichenden Untersuchung an dieser Stelle nicht zu erwarten. Ich vermute nur, daß schon bald nach der Keimung des *Balanophora*-Samens, sowie der junge Thallus an verholzte Elemente gelangt, eine nicht unbeträchtliche Zersetzung derselben durch entsprechende, vom Thallus ausgeschiedene Fermente erfolgt, wobei das gesamte Gewebe des Parasiten in Plasma und Kern von den Zersetzungsprodukten aufnimmt. Späterhin mögen vom Thallus mit den eigentlichen Nährstoffen stets auch geringe Mengen zersetzter Holzsubstanz in flüssiger Form absorbiert und ein Teil davon nebst den gewonnenen Nahrungsprodukten an das Knollenparenchym abgegeben werden. Die großen Körner in den Thalluszellkernen dürften durch Zusammenfließen vieler kleiner Tröpfchen zustandekommen. In Fig. 3, Taf. I, ist ein Thalluskern bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben. In dem großen, runden, von einem hellen Hofe (Vakuole) umgebenen Gebilde erkennen wir den Nucleolus, der sich bei der angewendeten Fuchsin-Pikrinsäure-Tinktion gegenüber den intensiv rot gefärbten Einschlüssen stark gebräunt hatte. Unter demselben sind zwei kleine Körnchen, ebenfalls in Vakuolen befindlich, zu bemerken. Stofflich sind sie identisch mit den großen Einschlüssen. In anderen Fällen beobachtete ich traubige Aggregate solcher kleiner Körnchen (vgl. den Thalluskern rechts unten in Fig. 2, Taf. I), Bildungen, die die Vorstellung einer Vereinigung zu einem einheitlichen Korne nahelegen können. Freilich ist das Gegenteil, daß es sich dabei um die Zersplitterung und Auflösung von Körnern handeln könne, ebenso

denkbar, zumal wir über die Art ihrer Verwertbarkeit nichts wissen.

In dieser Hinsicht fällt es ebenso schwer, den wesentlich als Holzsubstanzen reagierenden und in ihrer Entstehung auf zersetzte, verholzte Zellwände des Wirtsgewebes zurückzuführenden Kerneinschlüssen eine höhere Bedeutung als die eines nebenher erworbenen Stoffes zuzuschreiben, wie es andrerseits schwer fällt, sie schlechthin als Exkrete aufzufassen und, infolge ihres reichlichen Vorkommens in den Kernen, letzteren gewissermaßen die Rolle von Exkretbehältern zuschreiben zu müssen.

III. Die Verbindung von Thallus und Knollengewebe. — Zusammenfassende Charakterisierung des Thallus als Absorptionsgewebe des Parasiten.

Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß der Thallus vom Knollengewebe nicht vollständig isoliert sein darf, wenn die von ihm absorbierten Stoffe zur Aufspeicherung in letzteres gelangen sollen.[1] Ein direkter Zusammenhang besteht, wie wir sehen werden, allerdings an der Endigung jedes Nährwurzelastes, doch kommt dieser für die Überleitung der Nährstoffe nicht in Betracht. Übrigens wäre eine Leitung derselben durch die ganze lange Kette von Thalluszellen höchst unzweckmäßig, ja funktionswidrig. Darum sind während des Verlaufes des Thallus in den Nährwurzelästen wiederholt Verbindungen zwischen ihm und dem Knollengewebe eingeschaltet. So entsteht eine Arbeitsteilung, derart, daß dem einen Teile des Thallus nur die Absorptionsfunktion bleibt, diese Verbindungseinrichtungen hingegen, wenigstens vorwiegend, als Ableitungssystem dienen. Wir erwarten daher, daß auch deren einzelne Elemente ihrer Leistung entsprechende anatomische Merkmale aufweisen.

[1] Den Gedanken, daß die *Balanophora*-Knolle in ihrem parenchymatösen Teile ein Speicherorgan sei, aus dem die später zur Ausbildung gelangenden Infloreszenzen schöpfen, hat erst Heinricher zum Ausdruck gebracht. Vgl. seine Schrift: »Ph. Van Tieghem's Anschauungen über den Bau der *Balanophora*-Knolle«, diese Sitzungsber., 1908, p. 342.

Radiale Verbindungen zwischen Thallus und Knollenparenchym sind in großer Zahl vorhanden.[1] In den wenigsten Fällen sind sie auch nur annähernd genau nach dem Radius des Nährwurzelastes orientiert, weshalb man sie an Querschnitten nur selten vollständig zur Ansicht bekommt und deren Anschluß bald gegen den Thallus, bald gegen das Knollenparenchym hin, oder auch beiderseits zu fehlen scheint. Die Fig. 1 auf Taf. I, von einem nahe der Basis des jungen Knöllchens von *B. elongata* geführten Querschnitt gewonnen, zeigt mitten im Gewebe des Nährwurzelastes eine Reihe von Thalluszellen. Am oberen, rechten Rande sehen wir dickwandigere, mit *s* bezeichnete Zellen angrenzen. Es sind Zellen jenes verholzten, scheidenartigen Gewebes, mit dem das Knollenparenchym jeden Nährwurzelast umgibt und das im folgenden kurzweg als »Scheide« bezeichnet werden soll.[2] Eine Zelle, *A*, vermittelt die Verbindung zwischen Thallus und Scheide.

In Textfig. 3, welche nach einem Längsschnitt durch den basalen Knollenteil von *B. globosa* entworfen ist, finden wir eine gleichartige Zelle *A*, nur ist sie viel gestreckter, eine förmliche Schlauchzelle. Sie ist, wie sich aus der Art der Verzerrung des Wirtsgewebes ergibt, von innen gegen die Peripherie gewachsen, hat einen ziemlich mächtigen Holz- und Rindenkörper des Nährwurzelastes durchsetzt und die Scheide beinahe erreicht. Hier ist ein Prinzip, die Streckung in der Richtung der Stoffwanderung, sprechend durchgeführt. Die Erscheinung, daß eine

---

[1] Über solche radial verlaufende Zellenzüge berichtet Heinricher in seinen »Beiträgen...«, p. 456: »In der Achse des Holzkörpers entwickelt sich die Hauptmasse des Thallus, dessen Zellen hauptsächlich parallel der Achse des Wurzelastes verlaufen. Doch gehen von den Längsreihen auch radial verlaufende Seitenzweige nach der Peripherie ab, wie andrerseits von dem den Wurzelast umgebenden Parenchym des Parasiten Thalluszellen zentripetal eindringen, als Haustorien funktionieren und da und dort auch die Verbindung mit den zentralen Längsreihen des Thallus erreichen und erzielen«.

[2] Über deren Bau berichtet Heinricher folgendermaßen: »Eng umschließt sie (die Wurzeläste) das Knollenparenchym der *Balanophora*, und zwar stets mit einigen Schichten dem übrigen Parenchym gegenüber kleinerer Zellen, die überdies ausnahmslos durch verholzte Wandungen ausgezeichnet sind.« Heinricher, »Beiträge...«, p. 456. Vgl. insbesondere auch die Tafelfig. 6 und 7 daselbst.

einzige Zelle die Verbindung bewerkstelligt, ist eine seltenere. Meistens sind zwei oder drei Zellen daran beteiligt.[1]

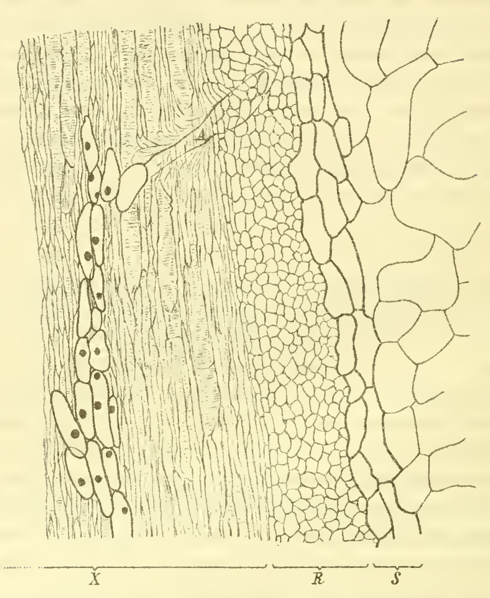


Fig. 3. Partie aus einem radial getroffenen Nährwurzelast von *B. globosa*.[2] *X* Holzkörper; *R* Rindengewebe; *S* Scheide mit anschließendem Knollenparenchym. (Vergr. 100. Zum Teile schematisiert.)

Interessant sind die Formen, welche diese »Ableitungszellen« bei ihrem Vordringen im Nährgewebe annehmen. Fig. 4

[1] Van Tieghem beobachtet ebenfalls das Vorkommen radial gelagerter Zellgruppen. Er deutet sie aber, seiner einmal gefaßten Anschauung treu bleibend, als »transversalen Sekretionsapparat, der die Funktion des longitudinalen fortführt« (l. c., p. 156). Anschließend führt er aus: »Ursprünglich röhrenförmig und ununterbrochen fortlaufend, teilt sie sich (die große, »transversale Sekretionszelle«) später in querer Richtung und stellt dann eine Reihe von großen Zellen dar...«; derartige nachträgliche Teilungen gibt es, glaube ich, wohl nicht. In Anbetracht der richtig verstandenen Funktion einer solchen Zelle wäre ein späteres Einschieben von Querwänden höchst unpassend.

[2] Die in der Anmerkung 1, p. 1128, unter *A*, *a* beschriebene Knolle.

im Texte zeigt eine Ableitungszelle, die links mit einer Thalluszelle im Zusammenhang steht und nach rechts ins Rindengewebe des Nährwurzelastes einen dünnen Fortsatz entsendet. Augenscheinlich verschafft sie sich so leichter Bahn. In Fig. 5 erblicken wir einen Fall, wo die Scheide *s* fast erreicht ist. Das vordere Ende der Ableitungszelle ist wiederum in einen englumigen Fortsatz ausgezogen. Haben die Zellen den bezweckten Kontakt hergestellt, so wird auch das Lumen der verengten Partien vermutlich erweitert.

Es war vorhin nur von Zellen, die, vom Thallus ausgehend, durch zentrifugales Wachstum eine Verbindung dieses mit dem

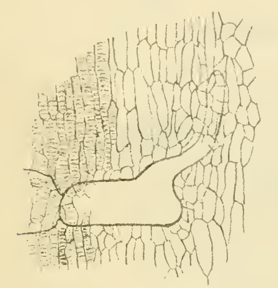


Fig. 4. Aus einem längsgetroffenen Nährwurzelast von *B. elongata*.[1] Vergr. 145.



Fig. 5. Aus einem quer durchschnittenen Nährwurzelast der gleichen Knolle. Vergr. 145.

Knollengewebe herstellen, die Rede. Auch das Umgekehrte kommt vor, daß nämlich Zellen, die der Scheide angehören, sich gegen das Wirtsgewebe vorwölben, in dasselbe hinein, also zentripetal wachsen und so die besagte Verbindung erzielen. Begrifflich kann man zwischen diesen und den erstbesprochenen einen Unterschied machen, indem man sie als »Haustorialzellen« jenen »Ableitungszellen« gegenüberstellt. Solange ein Kontakt mit Thalluselementen noch nicht erreicht ist, fungieren sie in der Tat als Haustorien.

Textfig. 6 zeigt zwei in das Rindengewebe des Nährwurzelastes vorgeschobene Scheidenzellen *H* und *H'*. *H'* erscheint in diesem Stadium einer Sammelzelle vergleichbar. *J* ist eine

[1] Die p. 1128, Anmerkung 1, unter *B, a* beschriebene Knolle.

von *H* abgegliederte Zelle. Ob durch sie der Anschluß an den Thallus bereits erreicht ist, läßt sich durch diesen Schnitt nicht entscheiden. Wahrscheinlich erfolgte aber der Kontakt in einer anderen Schnittebene.

Was die Wandbeschaffenheit anbelangt, gilt für die Ableitungszellen das nämliche, wie für die Thalluszellen. Sie sind ja nur durch die Lagerung und teilweise durch die Funktion von jenen verschieden. Ihre Membranen sind also dünn und geben die Cellulosereaktionen. Die von der Scheide einwärts wachsenden Zellen haben etwas derbere Wände. Solange sie

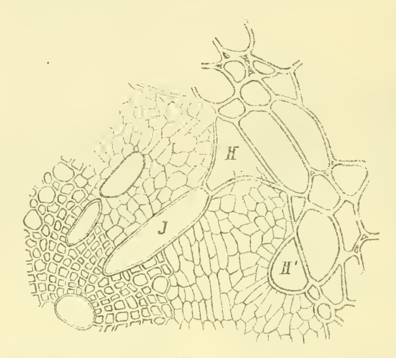


Fig. 6. Querschnittspartie eines Nährwurzelastes von *B. elongata*[1] mit (rechts) angrenzendem Scheidengewebe. Vergr. 145.

nicht vollständig ausgewachsen sind, bestehen ihre Membranen aus Cellulose. Später zeigen sie meist deutlich einen geringen Grad von Verholzung. Der Inhalt der Verbindungselemente besteht wiederum nur aus Plasma und Zellkern.

Da ich im vorausgehenden von »Haustorialzellen« sprach, die das Knollengewebe behufs Verbindung mit dem Thallus in die Nährwurzeläste entsendet, sei unter Hinweis auf Textfig. 7 ein anderweitig beobachtetes Vorkommen von Haustorienbildung kurz erörtert.

An einem Längsschnitt durch die Ansatzstelle der p. 1128, Anmerkung 1, unter *A, a* beschriebenen Knolle von *B. globosa*

[1] Die für Fig. 4 und 5 angegebene Knolle.

fand ich die Wirtswurzel mit ihrer Rinde dem Knollengewebe dicht angepreßt. Die Grenze beider Gewebe war durch einen Streifen von Wirtszellen mit gebräuntem Inhalt (in der Figur durch Schattierung angedeutet) markiert. An dieser Berührungsstelle hatte nun der Parasit eine haustorienartige Wucherung, bestehend aus mehreren, von kleinen Zellen gebildeten Zellreihen, in die Nährwurzelrinde vorgeschoben. Eine derartige Invasion des Wirtes ist zwar von untergeordneter Bedeutung,

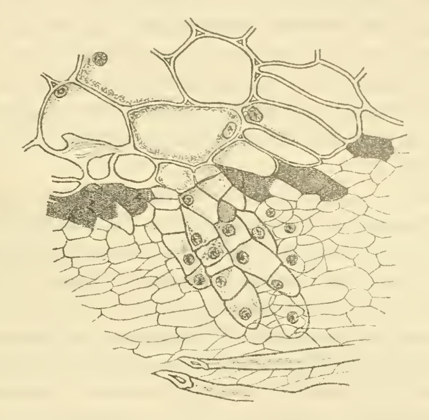


Fig. 7. Haustorienartig in die außerhalb der Knolle befindliche, derselben jedoch enge anliegende Rinde der Nährwurzel eindringendes Knollengewebe von *B. globosa*. Vergr. 145.

doch ist der Fall insofern interessant, als er zeigt, wie der Parasit bei innigem Kontakt mit Wirtsgewebe sofort zur Bildung von Saugorganen schreitet.

Doch kehren wir wieder zum Thema zurück. Die vermittels der geschilderten Zellen oder Zellreihen aus dem Thallus in das Knollenparenchym abzuleitenden Nährstoffe werden zunächst von jenem scheidenartigen, bereits mehrmals erwähnten Gewebe übernommen, das jeden Nährwurzelast umgibt. Bevor ich dessen Bau näher schildere, bemerke ich noch, daß Van Tieghem das den Nährwurzelästen (bei ihm den »Zentralzylindern«) unmittelbar angrenzende Knollengewebe

in einen Perizykel und eine Endodermis teilt (vgl. l. c., p. 154, und an vielen anderen Stellen). Eine solche Differenzierung existiert nicht, und hat schon Heinricher das Unhaltbare dieser Darstellung betont.[1]

Die Zahl der die Scheide bildenden Zellschichten schwankt zwischen zwei bis vier; gewöhnlich sind es deren drei. Durch geringere Größe, tangentiale Streckung und Verholzung der Membranen sind ihre Zellen von denen des übrigen Knollenparenchyms verschieden. Sie gleichen ihnen aber durch den Besitz großer, runder oder ovaler Tüpfel (vgl. Fig. 5 im Texte), deren reichliches Vorkommen an den Wänden des Scheidengewebes (relativ, d. h. im Verhältnis der Zellgröße sind die Zellen der Scheide sogar reicher getüpfelt als jene des Knollenparenchyms) die Durchleitung der Absorptionsprodukte wesentlich erleichtert.

Den Inhalt der Scheidenzellen bilden nach dem vorliegenden Alkoholmaterial Plasma, welches für gewöhnlich nur in geringer Menge vorhanden ist, und kleine Kerne. Mitunter trifft man aber auch größere Plasmamassen in einigen Zellen an, die aller Wahrscheinlichkeit nach vom Thallus abgeleitetes und ins Knollengewebe übertretendes Eiweiß darstellen. Sehr auffallend ist das vollständige Fehlen des Balanophorins, welchen Mangel auch Van Tieghem (l. c., p. 155) erwähnt. Betrachtet man einen Knollenquerschnitt ohne weitere Behandlung unter dem Mikroskop, so findet man um jeden Nährwurzelast einen Ring völlig durchsichtigen Gewebes gezogen, der eben die Scheide vorstellt. Schon die unmittelbar an die Scheide anschließenden Zellen des Knollengewebes sind reichlich mit Balanophorin erfüllt.

Die Scheide umgibt die Nährwurzeläste im allgemeinen während des größten Teiles ihres Verlaufes, wird aber gegen deren Endigungen hin undeutlicher. An den äußersten Spitzen ist sie wenigstens nie verholzt. Bei *B. globosa* wird eine verholzte Scheide in der Mächtigkeit von 2 bis 3 Zellagen nur um die Basalteile der Nährwurzeläste angelegt. Im weiteren Verlauf derselben verholzt nur mehr eine Zellschicht, oder es unter-

[1] Heinricher, »Ph. Van Tieghem's Anschauungen etc.«, p. 339 u. f.

bleibt die Verholzung gänzlich. Bei dieser, wie bei den anderen untersuchten Arten fehlt aber auch dort, wo die Scheidenbildung zurücktritt, das Balanophorin in einigen, den Nährwurzelästen zunächst angrenzenden Zellagen des Knollengewebes. Diese Erscheinung mag wohl als Schutz, den der Parasit seinem Wirtsgewebe vor Infiltration mit der in natura zähflüssigen Substanz des Balanophorins bietet, aufzufassen sein.[1]

Den Schluß dieses Kapitels möge eine zusammenfassende Schilderung der den Thallus als Absorptionssystem des Parasiten charakterisierenden Merkmale bilden. Die allgemeinen Prinzipien des Absorptionssystems sind, wenn wir die Bezeichnungsweise Haberlandt's anwenden,[2] folgende: Oberflächenvergrößerung, periphere Lagerung und Zartwandigkeit der Gewebselemente; ferner als Kennzeichen lebenden Absorptionsgewebes, die Fähigkeit zur Bildung und Ausscheidung von Säuren oder Enzymen.

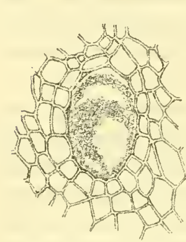
Das erste dieser Prinzipien ist in der enormen Größe der einzelnen Thalluszellen und in der Art ihrer Angliederung realisiert. In Kettenverband durchziehen sie ja die Nährwurzeläste ihrer ganzen Ausdehnung nach, wodurch vermittels der Längswände ein sehr ausgiebiger Anschluß an Elemente des Wirtsgewebes gewonnen wird. Zur Veranschaulichung dessen diene Textfig. 8, die eine rings von Zellen des Holzparenchyms eines Nährwurzelastes umgebene Thalluszelle darstellt. In dieser Querschnittsansicht adhäriert die Thalluszelle 16 Zellen des

---

[1] Wie ich durch mündliche Mitteilung Prof. Heinricher's erfuhr, ist das Balanophorin in natürlichem Zustand etwa eingedicktem Honig oder eingedicktem Terpentinöl zu vergleichen. Wegen dieser Beschaffenheit dürfte eine Anwesenheit desselben in Gewebspartien, welche durch irgend lebhafteren Stoffverkehr oder durch rege Zellteilungen ausgezeichnet sind, entschieden von Nachteil sein. Es muß dabei auf den tatsächlichen Mangel desselben in den Elementen des Thallus, in den Abteilungszellen und in jenem meristematischen Parasitengewebe, das sich über den wachsenden Spitzen der Nährwurzeläste ausbreitet, hingewiesen werden. Wie hier, so finden aber Stoffleitung und Zellvermehrungen auch im Gewebe der Nährwurzeläste statt und ist daher das Fehlen des Balanophorins in der unmittelbaren Nachbarschaft derselben nur vorteilhaft.

[2] Haberlandt, »Physiologische Pflanzenanatomie«, 3. Auflage (1904), p. 192.

Wirtsgewebes. Dem Längendurchmesser einer Thalluszelle entsprechen aber etwa zwei, auch drei Zellen des Holzparenchyms. Ein einziges derart gelagertes Thalluselement kann also schon eine erhebliche Zahl von Wirtszellen direkt aussaugen. Natürlich kommt es hinsichtlich der vorteilhaften Lagerung des Thallus nicht bloß auf die Zahl der angrenzenden Wirtszellen, sondern auch und vor allem auf deren Reichtum an Nährstoffen an. Wie bereits Heinricher gezeigt hat, ist aber gerade das Holzparenchym der Nährwurzeläste unter normalen Verhältnissen ungemein reich an Stärke,[1] die ohne Zweifel einen Hauptbestandteil der Nahrung des Parasiten bildet, zu deren Nutzbarmachung daher vom Thallus diastatische Fermente produziert und ausgeschieden werden müssen. In Wirklichkeit befinden sich, was die Deckung des Bedarfes an plastischem Material anbelangt, nicht alle dem Holzparenchym der Nährwurzeläste eingelagerten Thalluszellen in den geschilderten, günstigen Verhältnissen, da sie sich sehr häufig an den Längswänden berühren (vgl. Textfig. 3). Thalluszellen, deren Nachbarschaft ausschließlich oder doch vorwiegend aus trachealen Elementen besteht, werden selbstverständlich mehr der Aufnahme von Wasser dienen, doch gewinnen diese mit dem Wasser und dem nötigen »rohen Nahrungssaft« aller Wahrscheinlichkeit nach auch plastische Stoffe, namentlich Zuckersubstanzen. Das in den Tracheiden der Nährwurzeläste infolge der Saugwirkung des Parasiten zu diesem abfließende Wasser dürfte nämlich wegen des Wurzeldruckes, der bei Tropengewächsen (also auch bei den Wirtspflanzen der Balanophoreen) in gesteigertem Maße zur Geltung kommt, eine größere Menge der genannten Stoffe gelöst enthalten.


Fig. 8. Vergr. 350.

[1] Vgl. Heinricher's »Beiträge...«, p. 456 und 457, sowie Tafelfig. 7 dortselbst, welche den Stärkereichtum eines Nährwurzelastes an einem mit Jod-Alkohol behandelten und in Jod-Glycerin liegend photographierten Querschnitt veranschaulicht.

Schon bei früherer Gelegenheit habe ich auf die Größendifferenz der Thalluselemente der Balanophoreen und jener der Rafflesiaceen hingewiesen. Die physiologische Erklärung dieses Unterschiedes liegt nahe. Der Rafflesiaceenthallus durchwuchert unter reichlicher Verästelung ganze Wurzelsysteme. Jener von *Balanophora* hingegen beschränkt sich wesentlich auf die verhältnismäßig dünnen, von der Wirtswurzel in die Knolle entsendeten Äste. Der *Balanophora*-Thallus hat demnach die in der relativen Begrenztheit des Wirtsgewebes liegenden, weniger günstigen Bedingungen durch Vergrößerung der absorbierenden Oberfläche zu paralysieren.[1]

Das zweite Prinzip, »periphere Lagerung der absorbierenden Elemente«, mußte am *Balanophora*-Thallus, wegen der ganz eigenartigen Beziehung zwischen Parasit und Wirt eine Umänderung erfahren. Das Nährgewebe der *Balanophora* bildet der Komplex der Verzweigungen der Wirtswurzel in die knollenförmigen, vegetativen Organe des Parasiten hinein. In diesen Verzweigungen befindet sich der Thallus; er ist demnach nicht peripher, sondern geradezu zentral gelagert.

Als nächstes, für ein Absorptionsgewebe wichtiges Merkmal kommt die Dünnwandigkeit der dasselbe zusammensetzenden Zellen in Betracht. Die eigentliche Thallusmembran ist nun, wie wir sahen, von einem zarten Cellulosehäutchen gebildet. Scheinbare Verdickungen der Wände kommen durch von außen anhaftende, gelöste Holzsubstanzen zustande, die nicht zur Membran der Thalluszelle gehören.

Die Fähigkeit zur Bildung und Ausscheidung von Enzymen, welche nach dem vierten Prinzip ein funktionierendes Absorptionsgewebe besitzen muß, kommt ohne Zweifel auch dem *Balanophora*-Thallus zu, wenngleich ich dies nicht durch Untersuchungen an frischen Objekten bestätigen kann. Eine genauere Kenntnis der vom *Balanophora*-Thallus produzierten Enzyme wäre wohl nur erzielbar, falls es gelänge, Thallusketten zu isolieren und in ihrer Wirksamkeit auf verschiedene dargebotene Stoffe zu verfolgen. Nach den auch am Alkoholmaterial gerade in der Nachbarschaft von Thalluszellen häufig

[1] Vgl. Heinricher, l. c., p. 449.

zu beobachtenden Massen geflossener Holzsubstanz läßt sich mit Sicherheit auf die Fähigkeit des Thallus, verholzte Wandungen des Wirtsgewebes wenigstens partiell zu lösen, also eine Xylase auszuscheiden, schließen. Cytasen dürften etwa zur Lösung von Cellusosewänden gebildet werden. Des weiteren werden wir dem Thallus proteolytische Enzyme zusprechen müssen, welche Eiweißsubstanzen des Wirtsgewebes zu diffusiblen Körpern umgestalten und so die Anreicherung der Thalluszellen an Plasma ermöglichen. Vor allem wird aber der Thallus vom Stärkegehalt der Nährwurzeläste zehren und zu dessen Lösung Diastase produzieren. Es ist nicht zu bezweifeln, daß der Zellsaft lebender Thalluszellen reichlich Glukosen enthält und daß Kohlehydrate in dieser gelösten Form vom Thallus ans Knollenparenchym abgegeben werden. Das so oft als harz- oder wachsähnliche Substanz bezeichnete Balanophorin ist, wie vorläufig bemerkt sein mag, wenigstens zum Teil ein bei der Bildung der Infloreszenzen zur Verwendung kommender Reservestoff.[1] In welcher chemischen Konstitution dieser verwertbare Teil im Balanophorin enthalten ist, vermag ich nicht zu sagen. Am ehesten wohl als ein fettähnlicher Körper.[2] Jedenfalls ist das gesamte Balanophorin als Umwandlungsprodukt vom Thallus absorbierter und ins Knollenparenchym übergeleiteter Stoffe anzusehen.

Wenn wir nach dem Gesagten für den Thallus auch Enzyme aus der Reihe der Diastasen und vielleicht auch aus jener der Lipasen anzunehmen haben, so muß entschieden der vollständige Mangel an geformten Kohlehydraten und fetten Ölen im Thallus auffallen, da ja derartige Stoffe wenigstens

---

[1] Bei der Untersuchung von Knollen mit hochentwickelter oder eben in Entwicklung begriffener Infloreszenz fand ich im Knollenparenchym, namentlich aber in den Bündeln desselben runde, eher an Tropfen denn an feste Körner gemahnende, mit Jodjodkalium sich dunkelviolett färbende Gebilde, die durch partielle Umwandlung des Balanophorins unter gleichzeitiger Abnahme des letzteren entstanden sind. In einer später erscheinenden Mitteilung will ich über meine an dem immerhin rätselhaften und interessanten Balanophorin gemachten Befunde berichten.

[2] Über Anregung des Herrn Prof. Dr. Heinricher wird im hiesigen chemischen Institut von dem Assistenten Herrn Dr. Simon eine chemische Analyse des Balanophorins vorgenommen.

als vorübergehende Umwandlungsformen zu erwarten wären. Da uns aber all diese Überlegungen der Erkenntnis der in Wirklichkeit herrschenden Verhältnisse nicht näher bringen, begnügen wir uns mit der auf hohe Wahrscheinlichkeit gestützten Annahme, daß der *Balanophora*-Thallus zur Bildung und Absonderung von verschiedenerlei Enzymen befähigt sei und auch in dieser Hinsicht den Anforderungen an ein Absorptionsgewebe entspreche.

IV. Die Bildung neuer Thalluselemente. Embryonales Parasitengewebe oberhalb der Spitzen von Nährwurzelästen.

Wir fanden in der am Ansatzpunkt der Knollen regelmäßig wiederkehrenden, hypertrophischen Anschwellung der Nährwurzel den primären, offenbar bei der Keimung des *Balanophora*-Samens entstandenen Thallus ausgebreitet. Den die Nährwurzelausstrahlungen durchziehenden Thallus bezeichneten wir jenem gegenüber als eine sekundäre Bildung. Da nun die Wurzeläste im Innern der Knolle gleichzeitig mit ihr weiterwachsen, trotzdem aber stets der ganzen Länge nach kontinuierliche Thallusketten beherbergen, ergibt sich die Frage, wie und wo die Fortbildung dieser Thallusketten erfolgt, abgesehen von jenen Seitenauszweigungen, welche zur Verbindung von Thallus und Knollenparenchym an beliebigen Stellen, früher oder später gebildet werden können.

Querschnitte durch die Nährwurzelanschwellung zeigen häufig eine strahlige Ausbreitung des Thallus im Wirtsgewebe. Hier und auch bei der Bildung der vorhin beschriebenen Ableitungszellen handelt es sich um aktives Vordringen von Thallus. Die Ausbreitungsart desselben ähnelt, wie schon Heinricher bemerkt, stark den Zellverbänden der Hefepilze.[1] Auf gleiche Weise könnte auch der jeweils die oberen Enden der Wirtswurzelausstrahlungen einnehmende Thallus durch Teilungen neue Thalluselemente erzeugen und gegen die

[1] Heinricher, l. c., p. 449: »An Riesenhefezellen gemahnen dieselben und auf eine an die Sprossung der Hefen erinnernde Weise erfolgt auch vielfach die Weiterbildung und Ausbreitung des Thallus«; vgl. auch dessen Tafelfig. 5.

wachsenden Spitzen der Nährwurzeläste hin, d. h. akropetal abgeben, wodurch also die Thallusketten in der Richtung des Wachstums der Nährwurzeläste weitergebildet würden. Jedenfalls existiert keine interkalare, etwa zwischen dem primären und sekundären Thallus befindliche Bildungszone. Abgesehen davon, daß keinerlei Andeutungen einer solchen vorhanden sind, wäre dieselbe auch gar nicht vorteilhaft angebracht, da das Weiterschieben des fertigen Thallus durch die neugebildeten Thalluselemente unbedingt ein Zerreißen oder eine Verzerrung der bereits bestehenden Verbindungseinrichtungen zwischen Thallus und Knollengewebe im Gefolge hätte.

Da nun ein solches interkalares Wachstum des Thallus ausgeschlossen ist, wird man von selbst zur Annahme gedrängt, daß die Neubildung und Ergänzung des Thallus wirklich in der Region der Nährwurzelendigungen erfolge. Es fragt sich nur, ob die Weiterbildung des Thallus in der Tat nach der früher als möglich hingestellten Art (Teilungsvorgänge in den zu oberst gelegenen, ausgewachsenen Thalluszellen und Abgabe neuer Elemente in akropetaler Richtung) vollzieht.

Betrachten wir Fig. 3 auf Taf. II, welche einen annähernd medianen Längsschnitt durch das Ende eines Wirtswurzelastes bei *B. elongata*[1] darstellt. Durch kräftigere Linien ist zu beiden Seiten desselben eine Scheide markiert. Ich bemerke aber, daß sie in Wirklichkeit nicht durch stärkere oder gar verholzte Membranen hervortritt, sondern nur durch die abweichende Gestalt der Zellen angedeutet ist. Sie scheint offenbar eben im Entstehen begriffen zu sein. Gerade ober der Spitze des Wurzelastes unterblieb eine Markierung von Scheidenzellen, weil hier eine Scheide überhaupt nie zur Ausbildung kommt. Das Gewebe des Nährwurzelastes ist hier in lebhafter Teilung und Vermehrung begriffen, ebenso erweist sich aber auch das dem Nährwurzelende wie eine Haube aufsitzende Parasitengewebe als ein geschlossener Meristemkomplex.

Nach dem Gesagten hat also in diesem Falle nicht bloß das Wirtsgewebe, sondern auch das die Spitze des Nährwurzel-

[1] Vgl. Anmerkung 1, *B*, *c* auf p. 1128.

astes umgebende Gewebe des Parasiten jugendlichen, meristematischen Charakter.

Das führt nun zur Vorstellung, daß schon von allem Anfang an über der sich zu verzweigen beginnenden Nährwurzel gewisse meristematisch bleibende Zellgruppen von Parasitengewebe vorhanden sind, die in der weiteren Entwicklung mit den wachsenden Spitzen der Nährwurzeläste sozusagen mitwandern. Dieser ständigen Vereinigung der zwei an und für sich fremden Gewebe trotz der räumlichen Verschiebungen ließe sich etwa das Wachstum einer Wurzel mit ektotropher Mykorrhiza an die Seite stellen. Jüngste Entwicklungsstadien von Knöllchen der *B. elongata* (welche Spezies zur Untersuchung dieser Verhältnisse besonders günstig wäre), standen mir leider nicht zur Verfügung.

Ich prüfte aber den Sachverhalt außer an Längsschnitten auch an Querschnitten durch Knollenstückchen mit darin befindlichen Enden von Nährwurzelästen. Schnitte, die im Niveau der Linie *a—a* bei Fig. 3, Taf. II geführt sind, zeigen in Form einer Kreisfläche kleinzelliges, aber durch verhältnismäßig große Kerne ausgezeichnetes Parasitengewebe. An den nächsten Querschnitten tauchen unter den, dem Parasiten angehörigen Zellen immer reichlicher auch Elemente des Wirtsgewebes auf. Schließlich überwiegt dieses und nur einige Parasitenzellen bleiben in demselben übrig.

Mit ziemlicher Sicherheit läßt sich aus den geschilderten Verhältnissen schließen, daß an den Spitzen der Nährwurzeläste, solange sie wachsen, embryonales Parasitengewebe erhalten bleibt, das einerseits Elemente für die Weiterbildung des Thallus basipetal abgibt, andrerseits wahrscheinlich auch, und zwar akropetal und lateral, zur Vermehrung des Knollenparenchyms beiträgt. Auf Grund der gemeinsam gemachten und vorhin mitgeteilten Beobachtungen spricht schon Heinricher den gleichen Gedanken aus.[1]

Was die erste der beiden Funktionen, die soeben den Komplexen embryonalen Parasitengewebes zugeschrieben wurden,

[1] Heinricher, »Ph. Van Tieghem's Anschauungen etc.«, p. 345.

nämlich die Fortbildung der Thallusketten anbelangt, so hätte man sich das Zustandekommen der Einlagerung des jungen Thallus ins Wirtsgewebe so vorzustellen, daß gewisse, an der Grenzlinie zwischen dem Gewebe der Nährwurzeläste und dem meristematischen Parasitengewebe liegende Zellen des letzteren längs ihrer Seitenwände vom Wirtsgewebe umwachsen, die übrigen Zellen hingegen vom wuchernden Wirtsgewebe lateral verdrängt werden. Es handelt sich also mehr um eine in basipetaler Richtung stattfindende Einbettung des Parasitengewebes und ist eine größere Aktivität dieser jungen Thalluselemente kaum anzunehmen. Erstlich ist sie, wenn man auf die Notwendigkeit des Zusammenhanges des neuhinzukommenden mit dem tiefer gelegenen, alten Thallus denken würde, nicht erforderlich, da dieser Zusammenhang durch die kontinuierliche Fortbildung an der Spitze ja von selbst gewahrt bleibt. Fürs zweite würde der jugendliche Thallus zu gewaltsamerer Störung des Wirtsgewebes (beispielsweise zum mechanischen Zerdrücken von Zellmembranen oder zu deren Lösung vermittels ausgeschiedener Fermente) vielleicht auch nicht kräftig genug sein, ganz abgesehen davon, daß er dadurch seinen eigenen Interessen hinderlich und schädlich wäre. Es ist im Gegenteil nicht unwahrscheinlich, daß Heinricher's Ansicht zu Recht bestehe, nach welcher an den wachsenden Spitzen der Nährwurzeläste gewissermaßen sogar eine Umkehr des Parasitismus Platz greift, insofern innerhalb jener Region, wo das Wirtsgewebe noch nicht genügend erstarkt ist, dieses seine Nahrung wenigstens teilweise aus den Zellen des Parasiten holt.[1] Erst in weiter entfernten Partien würde demnach der Thallus seine nahrungsaufnehmende Funktion entfalten. Nach dieser Auffassung lockt sozusagen der Parasit das Wirtsgewebe zu fortgesetzter Weiterbildung an.

Ich halte dafür, daß auch das Mehr oder Weniger der Verzweigungen der Nährwurzeläste durch jenes meristematische Parasitengewebe oberhalb deren Endigungen beherrscht wird, so zwar, daß eine Teilung des Wirtsgewebes in zwei Äste immer nur dann erfolgt, wenn sich das genannte Meristem

---

[1] Heinricher, »Ph. Van Tieghem's Anschauungen etc.«, p. 345.

des Parasiten in zwei Meristeme zu sondern anschickt. Instruktive Fälle, welche die Vorstellung von derartigen Zweiteilungen des Parasitenmeristems im Zusammenhang mit einer Gabelung des Nährwurzelastes erwecken, habe ich an Längsschnitten durch Nährwurzeläste wiederholt beobachtet. Wir müssen überhaupt im Auge behalten, daß normale Wachstumsvorgänge, wie sie echten Wurzeln zukommen, insonderheit ein normales Spitzenwachstum, an den Nährwurzelästen gewiß ausgeschlossen sind.[1]

Die eben entwickelte Anschauung über die Beeinflussung der Verzweigung der Nährwurzeläste durch den Parasiten könnte wiederum durch die Untersuchung frühester Jugendstadien von *Balanophora*-Knollen besser gestützt werden, über die ich aber leider nicht verfügte.

Auffallend, und als der jeweiligen Knollengestalt sehr entsprechend, erscheint jedenfalls der Unterschied in der Verzweigung der Nährwurzeläste bei *B. globosa* und den beiden anderen untersuchten Arten.

B. globosa hat bekanntlich Knollen von kugeliger Gestalt. Da diese beträchtliche Größe erlangen können, ist eine reichliche Verzweigung der Nährwurzeläste in deren Innerem von Vorteil. Nur so gewinnt der Parasit, beziehungsweise sein Thallus größeres Feld für die Absorptionstätigkeit. Anders verhält sich die Sache bei Arten mit verzweigten Knollen. Hier genügt in den einzelnen, nicht sehr dicken Knollenästen eine geringere Anzahl von Nährwurzelauszweigungen.

Anschließend an das über die Verzweigung der Nährwurzeläste in den Knollen der drei untersuchten *Balanophora*-Arten Gesagte komme ich auf die vermutliche zweite Funktion jener meristematischen Komplexe von Parasitengewebe zu sprechen, welche ober den Endigungen der wachsenden Wirtswurzelausstrahlungen gelagert sind: die Vermehrung des Knollenparenchyms durch akropetale und laterale Abgabe von Zellen. Vorerst sei bemerkt, daß ich außer den in Rede stehenden

[1] Heinricher führt in der zitierten Schrift p. 344 u. f. eine Reihe von Abweichungen des Baues der Nährwurzelausstrahlungen vom gewöhnlichen Wurzelbau an. Speziell sei hier auf das bezüglich des Fehlens einer Wurzelhaube Gesagte verwiesen.

meristematischen Gewebepartien und den sekundär auftretenden Meristemen für die Bildung der Blütensprosse keinerlei Vegetationspunkte weder für die Knollen überhaupt noch für deren etwaige Verzweigungen anzugeben vermag.[1] Die verschiedenen Wuchsformen der Knollen von *B. globosa* einerseits und jener von *B.* sp. und *B. elongata* andrerseits dürften sich aber unter der Voraussetzung, daß die oben genannten Meristemkomplexe die eigentlichen Vegetationspunkte der Knollen und ihrer Auszweigungen seien, unschwer aus der verschiedenartigen Verteilung dieser meristematischen Gewebspartien herleiten lassen.

Die weitgehende Verästelung der Nährwurzelausstrahlungen bei *B. globosa* legt, wenn wir uns an die früher mitgeteilten Beobachtungen erinnern, den Gedanken nahe, daß sich das ursprünglich einheitliche embryonale Parasitengewebe in eine verhältnismäßig große Zahl von Meristemen gespalten hat, welche während der ganzen Entwicklung der Knolle in deren Innerem ziemlich gleichmäßig verteilt sind. Wenn nun alle diese Meristeme stetig neues Knollenparenchym erzeugen, erscheint das Zustandekommen einer annähernd isodiametrischen Knolle recht verständlich.

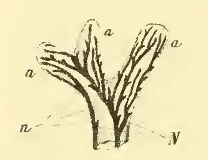


Fig. 9. *N* Nährwurzeläste. Das Übrige im Texte.

Vergleichen wir hingegen die Verzweigung der Nährwurzeläste in den Knollen der beiden anderen Arten. Zur Illustration derselben diene Textfig. 9, die Skizze eines verzweigten Knollenstückes von *B.* sp., von welchem nach vorausgegangener Mazeration das oberflächliche, die Nährwurzeläste überdeckende Knollenparenchym entfernt wurde. Wir sehen

---

[1] Vgl. Solms-Laubach, »Über den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen«, in Jahrb. f. wiss. Bot., 6. Bd., p. 535. »Einen weiteren, der Aufklärung bedürftigen Punkt in der Entstehungsgeschichte der *Balanophora*-Knolle finden wir in der Frage nach der Entwicklung ihrer Lappen und Verzweigungen und bleibt hier zu untersuchen, ob dieselben durch die Tätigkeit von Vegetationspunkten oder durch verschiedenseitig gefördertes Interkalarwachstum des gesamten Gewebes der jugendlichen Knolle entstehen. Jedenfalls weisen im ausgewachsenen Zustande die Verzweigungen keine Spur von Vegetationspunkten auf,....«.

hier — und ganz ähnlich ist das Verhalten bei *B. elongata* —, daß die überwiegende Zahl von seitlichen Verzweigungen der Nährwurzeläste im Wachstum stark zurückbleibt. Natürlich setzt an den Enden dieser kurzen Stümpfchen (Fig. 9, *n*) eine weitere Thallusbildung alsbald aus. Die Meristemkomplexe des Parasitengewebes, welche hier übrig bleiben, scheinen überhaupt frühzeitig in gewöhnliches Knollenparenchym übergegangen zu sein, was man an dem Verlust der charakteristischen Kleinzelligkeit des Gewebes und des Plasmareichtums seiner Zellen erschließen kann. Hingegen zeigen die in den apikalen Teilen der Knolle, beziehungsweise ihrer Äste, also über den in die Länge wachsenden Nährwurzelauszweigungen (Fig. 9, Regionen *a*) befindlichen Meristemkomplexe normales Verhalten. Wenn wir nun wiederum die Annahme machen, daß die über den Endigungen der Nährwurzeläste gelagerten embryonalen Gewebspartien die Vegetationspunkte des Knollenparenchyms seien, so würde die zylindrische Gestalt der Knollen von *B.* sp. und *B. elongata* sowie die bei diesen Arten vorkommende Bildung von Knollenästen sehr gut damit übereinstimmen, daß hier eine Reduktion der Zahl der Meristeme erfolgt und nur jene tätig bleiben, welche sich über den in die Länge wachsenden Nährwurzelauszweigungen befinden.

V. Die Beziehungen der knolleneigenen Leitbündel zu den Nährwurzelästen und die Verteilung beider in der Knolle.

Jede *Balanophora*-Knolle besitzt ein Bündelsystem,[1] dessen einzelne Zweige im Knollenparenchym entspringen und mit Nährwurzelästen nicht verwechselt werden können. Sie unterscheiden sich von diesen schon auf den ersten Blick durch ihre gleichmäßig dünne, fadenförmige Gestalt. Gebaut sind sie durchwegs nach dem kollateralen Typus. Ihren Hadromteil bildet eine geringe Anzahl sehr kurzer, spiralig bis netzförmig verdickter Tracheiden, deren Leptom hingegen setzt sich aus

[1] Es ist hier nicht der Platz, näher auf eine Besprechung der Angaben über die Existenz eines der *Balanophora*-Knolle eigenen Bündelsystems einzugehen. Ich verweise daher auf Heinricher's »Beiträge«, woselbst p. 442 u. f. diesbezügliche Befunde Unger's, Goeppert's und Solms-Laubach's zusammengestellt sind.

etwas gestreckten, von Balanophorin freien, aber plasmareichen und mit je einem großen Kern versehenen Elementen zusammen.[1]

Ein Moment, wodurch sie von Nährwurzelästen an jedem Schnitte auseinandergehalten werden können, ist der Mangel an Thalluszellen, der uns ja selbstverständlich erscheint und nur bei einer anderen Deutung dieser Zellen auffallen muß.[2] Auch das Fehlen einer verholzten Scheide gibt einen Unterschied gegenüber den Auszweigungen der Wirtswurzel.

Van Tieghem beobachtete bei verschiedenen Knollen, denen von *B. globosa* ausgenommen, eine Verteilung dieser Bündel auf zwei Zonen, eine zentrale und eine periphere. Die peripheren Bündel verlaufen nach ihm teils außerhalb der »Zentralzylinder« (recte der Nährwurzeläste), teils in gleicher Höhe, aber zwischen denselben. Für erstere gibt er an, daß sie stets verkehrt orientiert seien, also das Hadrom nach außen, das

---

[1] Goeppert beschreibt den Bau der knolleneigenen Bündel wie folgt: »Sie bestehen bei allen aus gestreiften, fast wurmförmig verkürzten Gefäßen, etwa 3 bis 10, umgeben von einigen verlängerten, gestreckten, parenchymatösen Zellen, welche kein Wachs (sc. Balanophorin), aber wohl einen ziemlich großen, fast die ganze Breite des Querdurchmessers einnehmenden Zellenkern enthalten« (l. c., p. 242). Durch Anwendung des Schulze'schen Mazerationsverfahrens konnte ich leicht feststellen, daß die wasserleitenden Elemente der Knollenbündel nur aus Tracheiden bestehen. Sie lassen sich nach Einwirkung des Reagens mittels Nadeln unschwer isolieren. Ihre Verdickungsweise ist, wie auch aus Fig. 30* und 30*** der Taf. II bei Goeppert hervorgeht, eine spiralige bis netzförmige. Van Tieghem findet ausschließlich spiralige Verdickungen (l. c., p. 157). Für den Leptomteil gibt Van Tieghem an derselben Stelle auch Siebröhren an. Ich vermochte solche nicht nachzuweisen, will aber ihr Vorkommen nicht absolut bestreiten. Peirce behauptet, daß die Gefäßbündel »schön entwickelter Knospen von *Balanophora elongata* Siebröhren enthalten....« (vgl. ein späteres Zitat aus Peirce). Peirce, »On the Structure of the Haustoria of some Phanerogamic Parasites«, in Annals of Botany, Vol. VII, London 1893, p. 324. Aus dem kurzen Absatz, den Peirce in der genannten Abhandlung den Balanophoraceen widmet, geht nirgends hervor, ob unter den »schön entwickelten Knospen« Infloreszenzsprosse oder Seitenäste der Knolle zu verstehen sind, weshalb ich nicht weiß, von welchen Bündeln Peirce spricht.

[2] Van Tieghem bemerkt: »Man sieht hier auch nichts von jenen großen ‚Sekretionszellen', die der Zentralzylinder (recte ein Nährwurzelast) einschließt« (l. c., p. 157). Vgl. dazu auch Heinricher's Schrift: »Ph. Van Tieghem's Anschauungen etc.«, p. 342.

Leptom nach innen kehren, während letztere sowie die zentralen Bündel vorwiegend normale Orientierung zeigen.[1] Van Tieghem's Angaben bestätigen sich an meinem Material von der *B. elongata* und der *B.* sp.

Betrachten wir zunächst die Lagerung der Nährwurzeläste in den genannten Knollenarten. Schon in den unteren Knollenpartien, wo nur zwei oder drei Nährwurzeläste vorhanden sind, verlaufen diese mehr in der Nähe des Knollenrandes. Mit der Annäherung an das obere Knollenende, beziehungsweise an das Ende eines Knollenastes, wo der Infloreszenzsproß austritt, verzweigen sie sich stets reichlicher und bilden die Nährwurzeläste immer deutlicher einen peripheren Kreis. Zur Illustration dessen führe ich in den Figuren 6, 7 und 8 der Taf. III Querschnitte aus verschiedenen Regionen des in Fig. 3 derselben Tafel abgebildeten Knollenstückes der *B.* sp. vor. Sie stellen der Reihe nach den 7., 20. und 61. Querschnitt oberhalb der durch den Strich in Fig. 3 bezeichneten Stelle dar. Wegen der weitgehenden Ähnlichkeit, welche die Knollen der *B. elongata* hinsichtlich der Verteilung der Nährwurzeläste sowie jener der knolleneigenen Bündel mit der ersteren zeigen, soll für diese Art Fig. 5 auf Taf. III genügen, die einen Querschnitt durch den in Fig. 2, Taf. III, wiedergegebenen Knollenast im Niveau des unteren Striches darstellt. In diesen wie in der später zu besprechenden Fig. 4 erscheinen die Nährwurzeläste, je nachdem sie quer oder schief getroffen sind, als größere Scheiben oder Streifen, die dem Parasiten eigenen Bündel hingegen als Punkte oder Striche. Wir ersehen schon aus Fig. 6 und 7 für *B.* sp., besonders gut aber aus Fig. 5 für *B. elongata*, daß eine Verzweigung der Nährwurzeläste nur gegen den Knollenrand hin erfolgt.

Aus den Fig. 5 bis 7 entnehmen wir ferner die Sonderung der knolleneigenen Bündel in solche, die einer zentralen, und

---

[1] Van Tieghem, l. c., p. 157. In dem Umstande, daß die peripher gelagerten Knollenbündel ihr Hadrom nach außen kehren, dürfte eine Bestätigung meiner früher über die Funktion der verholzten Knollenrinde ausgesprochenen Ansicht (Wasserabsorption und Abgabe von Wasser ans Knollenparenchym) zu erblicken sein. Vgl. Strigl, »Der anatomische Bau der Knollenrinde von *Balanophora* etc.« Diese Berichte, 1907, p. 1056 ff.

andere, die einer peripheren Zone angehören, welch letztere also den Nährwurzelästen folgen. Fig. 8 zeigt im Zentrum Bündel, die der vom Knollenparenchym schon fast ganz abgehobenen Infloreszenzachse angehören. Das als ringförmiger Wulst diese umgebende Knollengewebe enthält die auslaufenden Nährwurzeläste und eigene Bündel in reichlicher Menge. Die der *Balanophora* eigenen Stränge sind aber hier nicht bloß außer und zwischen den Verzweigungen der Wirtwurzeln gelagert, sondern finden sich zum Teil auch innerhalb derselben in jener schmalen Knollenpartie, welche zwischen dem Kreise der Nährwurzeläste und der zentralen Blütenstandsachse übrig bleibt. Die letzterwähnten knolleneigenen Bündel sind, wie auch aus Längsschnitten, die ich von Infloreszenz tragenden Knollenstücken der *B.* sp. anfertigte, klar hervorgeht, gegen die Peripherie strebende, in tieferen Schichten zentral gelagerte Bündel.

B. globosa weicht sowohl hinsichtlich der Verteilung der Nährwurzeläste als auch jener der eigenen Stränge von den geschilderten zwei Arten ab. In den unteren und mittleren Partien ihrer Knollen sind beiderlei Elemente auf die ganze Querschnittsfläche regellos verteilt.[1] Erst in der Region der Anlage einer Blütenknospe finden wir die Nährwurzeläste dem Knollenrande genähert, welche Lagerung wieder dadurch zustande kommt, daß eine Verzweigung derselben nur mehr gegen die Peripherie hin stattfindet. (Vgl. Fig. 4, Taf. III, welche einem Querschnitt durch das in Fig. 1 derselben Tafel abgebildete Knollenstück von *B. globosa* aus der durch den Strich bezeichneten Region entspricht.) Die Figur zeigt auch ein verschiedenes Verhalten seitens der knolleneigenen Bündel. Sie nehmen hier wesentlich die zentrale Knollenpartie ein und es fehlt eine Zone peripherer Bündel.

Nach dem Gesagten findet bei *Balanophora* eine Verteilung der eigenen Bündel über den ganzen Knollenquerschnitt statt. Dadurch erinnert sie an den Bau der Stengelorgane von Monokotylen.[2] Eine ähnliche Bündelverteilung trifft man aber

---

[1] Vgl. Van Tieghem, l. c., p. 188.

[2] Siehe Goeppert, l. c., p. 256.

mitunter auch bei anderen Angehörigen der Dikotyledonen an. So z. B. in der Gattung *Centaurea*, wo außer dem typischen Bündelring noch sehr verbreitet rindenständige Bündel vorkommen. Am meisten prägt sich aber hier die Ähnlichkeit mit einem Monokotylensproß in den terminalen Stengelpartien, also in der Nähe des Blütenkorbes aus.[1] Der Nutzen einer so reichlichen Verteilung der Bündel auf dem Querschnitt der *Balanophora*-Knolle muß entschieden darin erblickt werden, daß auf diese Weise die für die Bildung und namentlich für das Wachstum der Infloreszenzen nötigen Baustoffe dem gesamten Knollengewebe gleichmäßig leicht entnommen werden können. Es ist diese weitgehende Aufteilung des eigenen Leitsystems gewissermaßen ein Analogon zu der reichlichen Verzweigung der Nährwurzeläste.

Über die näheren Beziehungen des Systems der knolleneigenen Bündel zu den Nährwurzelausstrahlungen herrschen die entgegengesetztesten Ansichten: einerseits Inabredestellung jedweden Kontaktes, andrerseits Behauptung innigster gegenseitiger Verbindung der korrespondierenden Elemente des Holz- und Siebteiles. Überdies finden sich auch Angaben über bloß unvollkommene Vereinigung u. dgl.

Goeppert berichtet in dieser Sache folgendermaßen: »Die dem Parasiten eigenen, auch schon von Herrn Unger beobachteten Gefäßbündel entspringen schon unmittelbar über der zelligen Basis desselben, mitten im Parenchym, wie ich sie namentlich bei *B. elongata* (Tab. I, Fig. 5 *b*) und *B. globosa* (Tab. I, Fig. 25, *B*, *b*) schon in der Entfernung von $^1/_8$ Zoll vom Ursprung wahrnahm, verlaufen von hier aus, sich unter spitzen

---

[1] Heinricher, »Der abnorme Stengelbau der Centaureen, anatomisch-physiologisch betrachtet«, in Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. I, p. 122 ff. Vgl. insbesondere Fig. 7 auf Taf. V daselbst. Unregelmäßige, zerstreute Anordnung der Gefäßbündel auf dem Querschnitt des Stengels, ähnlich wie im Monokotylenstengel, haben *Podophyllum*, *Jeffersonia*, *Diphylleia* und *Leontice* aus der Familie der Berberidaceen. Vgl. Solereder, »Systematische Anatomie der Dicotyledonen« (1899), p. 52 (Fig. 10 daselbst für *Podophyllum peltatum* L.). Durch den Besitz rindenständiger Bündel, welche allerdings verkehrte Orientierung zeigen, erinnern auch der Blütenschaft von *Drosophyllum*, ferner die Stengel verschiedener Plumbaginaceen an die Art der Bündelverteilung bei Monokotyledonen (siehe Solereder, l. c., p. 370 und 564).

Winkeln in zarte, aber niemals anastomosierende Ästchen verteilend, ... zum Teil mehr in der Mitte der Äste (d. i. der Knollen) und gehen allein nur in die Blütenknospen über ...«, ferner: »In die Knospen und Blütenteile, bis in die Antherenträger, gehen nur die dem Parasiten eigenen gestreiften Gefäße, welche schon unfern der Basis oder der Insertion in die Mutterpflanze in dem Zellgewebe entspringen und ununterbrochen ihren eigentümlichen, oben beschriebenen Charakter beibehalten, ohne jemals mit jenen (sc. den Nährwurzelästen) zu anastomosieren«.[1]

Im Gegensatz zu Goeppert behaupteten andere Forscher eine direkte Verbindung der dem Parasiten eigenen Bündel mit den Nährwurzelästen.[2]

Eine angeblich minder vollkommene Vereinigung beschreibt Van Tieghem. Er sagt: »Nähert man sich nun von dieser

---

[1] Goeppert, l. c., p. 241, 242 und 254.

[2] Hooker schreibt: »M. Goeppert accurately describes the vascular bundles of the inflorescence as originating in the buds whilst still enclosed within the rhizome; but whereas he figures and describes them as having free terminations, I find them to become confluent with the vascular bundles of the rhizome« (Hooker, »On the Structure and Affinities of Balanophoreae«, in Transactions of the Linnean Society of London, Vol. XXII, p. 9). Hooker meint hier offenbar den Zusammenhang der Bündel des Blütenschaftes mit Nährwurzelästen, sonst bestünde ja keine Kontroverse mit Goeppert. Einen Zusammenhang der Infloreszenzbündel mit dem der Knolle eigenen Bündelsystem stellt auch Goeppert fest, wie wir aus den obigen Zitaten im Texte ersehen.

Solms-Laubach schließt sich der Ansicht Hooker's an, wenngleich sich, wie er bemerkt, seine Untersuchungen auf kärgliches Material beschränken (vgl. Solms-Laubach, »Über den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen«, l. c., p. 534 u. f.).

G. J. Peirce berichtet (nach deutscher Übersetzung): »Behandlung von dünnen Schnitten schön entwickelter Knospen von *Balanophora elongata* mit einer wässerigen Anilinblaulösung zeigt, daß die Gefäßbündel Siebröhren enthalten und daß beide, sowohl Siebröhren als Tracheiden, direkt mit den korrespondierenden Elementen des Wirtes sich vereinigen« (l. c., p. 324).

Engler spricht ebenfalls von einer gelegentlichen Verbindung der Bündel der Blütenstände mit den Nährwurzelauszweigungen (siehe dessen Bearbeitung der *Balanophoraceae* in den »Natürlichen Pflanzenfamilien«, III. Teil, 1. Hälfte, p. 246).

Schnittfläche (in mittlerer Knollenpartie) aus mehr der Basis der Insertion, so sieht man in dem Maße, als der Durchmesser der Knolle sich verkleinert, daß die „Zentralzylinder“ (d. i. die Nährwurzeläste) sich nach und nach vereinigen... Ebenso nähern sich auch die Gefäßbündel (d. i. die der *Balanophora* eigenen Bündel) einander, die inneren sowohl wie die äußeren, und verringern ihre Zahl, indem sie da und dort seitlich verschmelzen; dann vereinigen sie sich nach und nach mit den „Zentralzylindern“ und verschwinden wie diese. Diese Vereinigung ist übrigens nur sehr unvollkommen. Wenn die verkehrt orientierten Gefäßbündel des äußeren Kreises in geringer Entfernung vom „Zentralzylinder“, dem sie sich nähern, angelangt sind, verlieren sie vollständig ihren äußeren Gefäßteil und setzen sich nur in ihrem inneren Siebteil fort. Dieser durchsetzt die „Endodermis“, tritt in die äußerste Schicht des „Perizykels“ [1] ein und verkriecht sich in diesem, indem er vor seiner Endigung immer dünner wird. Er dringt nicht weiter in den Perizykel vor und durchsetzt ihn nicht, um seine Siebröhren mit jenen des Bastes des „Zentralzylinders“ zu vereinigen...«.[2]

In ganz analoger Weise beschreibt Van Tieghem an einer späteren Stelle das Hervorgehen neuer Bündeläste durch Teilungen von Zellen der »äußeren Schichte des Perizykels der Zentralzylinder« (recte der Nährwurzelauszweigungen), wodurch anfänglich nur Siebteil gebildet wird. In einiger Entfernung vom »Zentralzylinder« erhält dieser Leptomstrang erst Hadromelemente, und zwar durch entsprechende Teilungen des benachbarten Knollenparenchyms.[3]

Das Resultat meiner Untersuchungen weicht sowohl von den Angaben Goeppert's als auch von den anderweitig gegebenen Darstellungen ab. Zum Nachweis eventuellen Zusammenhanges der knolleneigenen Bündel mit Nährwurzelästen zerlegte ich das in der Anmerkung 1, unter *A*, *c*, p. 1128, ange-

---

[1] Es wurde schon p. 1147 und 1148 bemerkt, daß Endodermis und Perizykel von Van Tieghem hier ganz willkürlich angenommen werden.

[2] Van Tieghem, l. c., p. 158 und 159.

[3] Van Tieghem, l. c., p. 158 und 159.

gebene Knöllchen von *B. globosa* in Querschnitte, angefangen von der Insertionsstelle bis zum obersten Ende desselben. Ferner wurden von den in den Fig. 1 bis 3, Taf. III, abgebildeten infloreszenztragenden Knollenstücken der drei untersuchten Species Querschnittsserien angefertigt. Von einem direkten Anschluß der knolleneigenen Stränge an Nährwurzeläste, so zwar, daß die Hadrom- und Leptomelemente der einen sich mit entsprechenden Elementen der anderen verbänden, fand sich keine Spur. Trotzdem existiert aber ein gewisser Anschluß.

In Fig. 4, Taf. I, ist oberhalb der aus einer Zellschicht bestehenden verholzten Scheide *SS* eine Partie Wirtsgewebes zu sehen, in einiger Entfernung davon taucht unten ein quergetroffener, dem Parasiten eigener Strang auf, bestehend aus drei Tracheiden und mehreren Leptomelementen. Den Leptomteil dieses Bündels und die Scheide *SS* verbindet eine Kette von Zellen, die sich durch ihre geringere Größe sowie durch den Mangel an Balanophorin und den reichen Plasmagehalt vom umgebenden Knollenparenchym unterscheiden, in eben diesen Punkten aber den Leptomelementen der knolleneigenen Bündel gleichen. Lediglich auf solche, nicht eben häufige Verbindungskonstruktionen beschränkt sich der Zusammenhang zwischen Knollenbündeln und Nährwurzelästen. Bei dem oben erwähnten Knöllchen von *B. globosa* war nur an Querschnitten durch dessen Basalteil einige Male ein derartiger Zusammenhang zu sehen. Öfters konnte ich ihn an jenen Querschnitten durch infloreszenztragende Knollenstücke beobachten, welche in deren obersten Regionen geführt waren. Man vgl. Fig. 8, Taf. III. Die Stellen, wo Verbindungen der knolleneigenen Bündel mit Nährwurzelästen bestehen, sind hier wie in den übrigen Querschnittsbildern der Taf. III durch ein Kreuzchen angedeutet.

Den geschilderten Verbindungseinrichtungen werden wir keine allzu hohe Bedeutung beimessen dürfen. Es ist durch sie nur eine ausnahmsweise schnellere Ableitung der Absorptionsprodukte des Thallus an die dem Parasiten eigenen Bündel bezweckt und erreicht, welch letztere die weiterzuleitenden Stoffe für gewöhnlich dem umgebenden Knollengewebe zu entnehmen haben. Die Erscheinung des vermehrten Auftretens von

Verbänden zwischen Knollenbündeln und Nährwurzelästen in den obersten Knollenpartien läßt sich vielleicht so zurechtlegen, daß hier, wo die letzte Ausnutzung der Nährwurzeläste seitens des Thallus erfolgt, auch für möglichst rasche Abfuhr der Absorptionsprodukte gesorgt wird. Während nämlich das Wachstum der Knolle bis zur hinlänglichen Erstarkung ein ziemlich langsames sein dürfte, vollzieht sich hier die endogene Anlage der Infloreszenz, deren Durchbruch und Ausgestaltung ohne Zweifel viel rascher, welcher Umstand eine beschleunigte Zufuhr von Baustoffen geradezu notwendig macht.

Die Entstehung der die knolleneigenen Bündel mit Nährwurzelästen verbindenden Zellreihen ist sehr wahrscheinlich auf das früher geschilderte meristematische Parasitengewebe, das sich oberhalb der jeweiligen Spitzen der Nährwurzeläste befindet, zurückzuführen. Wir haben dabei nur anzunehmen, daß diese Zellzüge durch ihre Gestalt und ihren Inhalt (geringere Größe der einzelnen Zellen, Mangel an Balanophorin, Reichtum an Plasma) dauernd von dem übrigen Knollenparenchym verschieden bleiben. Die Angabe Van Tieghem's, daß durch Teilungen von Zellen der »äußeren Schichte des Perizykels der Zentralzylinder« (richtig beurteilt also etwa durch Teilungen der Scheide eines Nährwurzelastes) anfänglich nur Siebteil (= den hier beschriebenen Verbindungseinrichtungen zwischen knolleneigenen Bündeln und Nährwurzelästen) gebildet werde, dem sich später Hadromelemente durch Teilungen von Elementen des Knollenparenchyms zugesellen (vgl. p. 1165 dieser Abhandlung), scheint mir dagegen jeglicher Grundlage zu entbehren.[1]

Zum Schlusse noch eine kurze Notiz, betreffend den Anschluß der Bündel des Infloreszenzsprosses an knolleneigene Stränge. Stellt man diesbezügliche Untersuchungen an Knollen mit bereits ausgetretenen Infloreszenzen an, so hat es den

---

1 Es wäre möglich, daß Fig. 4, Taf. I, zur Vorstellung führte, als enthielte der Schnitt eben nur den Leptomteil eines das knolleneigene Bündel mit dem Nährwurzelast verbindenden Stranges, während ober oder unter demselben Hadrom gelagert sein könnte. Jedoch überzeugte ich mich in allen Fällen, daß derartige Verbindungseinrichtungen ausschließlich aus leptomartigen Zellzügen bestehen.

Anschein, als gingen die zentral gelagerten Knollenbündel oder Zweige derselben direkt in die Achse der Infloreszenz über. In Wirklichkeit kommen aber die Leitstränge der Infloreszenz keineswegs durch Weiterwachsen der zentralen, knolleneigenen Bündel zustande. Sie sind vielmehr, wie die Untersuchung endogener Anlagen von Infloreszenzen zeigte, in ihrer Herkunft von jenen Bündeln der Knolle ganz unabhängig und gehen aus isolierten Meristemstreifen, die im apikalen Teile der endogenen Infloreszenzanlage auftauchen, hervor. Dadurch, daß diese einzelnen Meristemstreifen in basipetaler Richtung fortgesetzt werden, kommt es zum Anschluß an die zentral gelagerten, knolleneigenen Bündel.[1]

Zusammenfassung.

1. Der Thallus von *Balanophora* wird in einen primären und einen sekundären geschieden. Ersterer, offenbar ein Anfangsprodukt des keimenden Parasiten, nimmt die hypertrophische Nährwurzelpartie an der Ansatzstelle der Knollen ein; letzterer durchzieht in Längsreihen die in die Knolle eintretenden Nährwurzeläste und wird, wie mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen ist, durch embryonales Parasitengewebe, das sich über den Enden der genannten Äste als solches erhält, gebildet und beständig ergänzt.

2. Die bereits von Heinricher für *B. globosa* und *B. elongata* nachgewiesene Lokalisierung des Primärthallus auf die an der Basis der Knollen befindliche Nährwurzelanschwellung bestätigt sich auch bei einer anderen, allerdings unbestimmten *Balanophora*-Spezies. Demnach entstehen auch die Knollen dieser Art durch Samen, nicht aber durch einen die Nährwurzel auf irgend weitere Strecken durchziehenden und zu vegetativer Fortpflanzung befähigten Thallus.

---

[1] Van Tieghem gibt ebenfalls eine Schilderung des Zusammenhanges der Blütenstandsbündel mit den knolleneigenen Bündeln; sie ist aber entschieden unklar, und zwar besonders aus dem Grunde, weil er l. c., p. 189, die Goeppertsche Darstellung (die wir bereits aus den Zitaten p. 1164 dieser Abhandlung kennen) scharf verurteilt, während er selbst kurz zuvor (l. c., p. 162) die Auffassung Goeppert's geradezu teilt.

3. Gestalt und Inhalt der Thalluszellen sowie deren stets gewahrter Zusammenhang werden ausführlich beschrieben. Als große, meist längsgestreckte Blasen sofort auffallend, lassen sie sich im allgemeinen sehr leicht vom Wirtsgewebe unterscheiden. Ein Fall scheinbarer Isolierung von Thalluszellen wird eingehend erörtert und sein Zustandekommen durch verlangsamte Einwirkung des Fixierungsmittels erklärt. Den Inhalt der Thalluszellen bilden reichliche Eiweißmengen in Form von Zellplasma und große Kerne. Nicht selten enthält eine Thalluszelle zwei Kerne. Im Plasma, namentlich aber in den Kernen finden sich Einschlüsse in Gestalt eckiger, unregelmäßiger Körner, die Holzreaktionen geben. Sie werden vom Thallus aus verflüssigter Holzsubstanz des Wirtsgewebes gelegentlich aufgenommen, haben aber wahrscheinlich keine größere Bedeutung im Stoffwechselprozeß.

4. Der in den Nährwurzelästen eingelagerte Thallus steht durch verschiedentlich angelegte, deren Gewebe durchquerende Zellen oder Zellzüge mit dem Knollenparenchym in Verbindung: Als »Ableitungszellen« gehen Thalluselemente gegen das Knollenparenchym ab und anfänglich als »Haustorien« fungierende Zellen wachsen vom Knollenparenchym gegen den Thallus hin. Nach Herstellung des Anschlusses an Thalluszellen besorgen auch diese die Ableitung der Absorptionsprodukte des Thallus an das Knollenparenchym. Das den Nährwurzelästen zunächst anliegende Knollengewebe bildet durch Verholzung der Wände und tangentale Abplattung der Zellen eine Art Scheide um die Auszweigungen der Wirtswurzel. Durchschnittlich umfaßt diese Scheide zwei Zellschichten. Durch reichlichen Besitz großer Tüpfel eignen sich diese Schichten als Durchgangsgewebe für die vom Thallus an das Knollenparenchym abzuleitenden Stoffe.

5. In einer zusammenfassenden Charakterisierung des *Balanophora*-Thallus als Absorptionssystem des Parasiten wird zunächst die Größe der Thalluszellen als Kompensationseinrichtung zur Vergrößerung der absorbierenden Oberfläche gegenüber dem verhältnismäßig im geringen Ausmaß zur Verfügung stehenden Wirtsgewebe gedeutet. Ferner wird dem Thallus die Fähigkeit zur Bildung und Ausscheidung von

mancherlei Fermenten zugesprochen, die teilweise zum Zwecke des Erwerbes der Nährstoffe, teilweise zur Aufweichung oder partiellen Lösung von Zellwänden des Wirtsgewebes und damit zur Erleichterung des aktiven Vordringens des Thallus produziert werden.

6. Ein aktives Vordringen von Thalluselementen im Wirtsgewebe ist für den Primärthallus und die erwähnten »Ableitungszellen« in den Nährwurzelästen anzunehmen. Es erfolgt vielfach unter vorausgehender Bildung dünner, schlauchförmiger Fortsätze.

7. Sozusagen passiv erfolgt die Einlagerung der Thallusketten in die Auszweigungen der Wirtswurzel, indem die vom embryonalen Parasitengewebe, welches den jeweiligen Spitzen der Nährwurzeläste haubenartig aufsitzt, basipetal abgegebenen Zellreihen vom Nährgewebe umwachsen werden. Jede Schädigung der noch nicht erstarkten Endteile der Nährwurzelausstrahlungen seitens des jugendlichen Thallus ist unbedingt ausgeschlossen. Es wird Heinricher's Ansicht vertreten, derzufolge an den genannten Stellen sogar eine Umkehr des Parasitismus stattfindet, indem hier der Wirt Bildungsstoffe vom Thallus des Parasiten empfängt.

8. In den Komplexen meristematischen Parasitengewebes, welche sich über den Spitzen der wachsenden Nährwurzelauszweigungen befinden, sind sehr wahrscheinlich die Vegetationspunkte der *Balanophora*-Knolle zu erblicken.

9. Weiters wird die Verteilung der Nährwurzelauszweigungen und der dem Parasiten eigenen Stränge in der Knolle besprochen. Erstere verlaufen bei *B. elongata* und *B. sp.* mehr in der Nähe des Knollenrandes und sind am Knollenquerschnitt deutlich in einem Kreise angeordnet. Bei *B. globosa* jedoch finden sie sich in den unteren und mittleren Knollenpartien über den ganzen Querschnitt regellos zerstreut, erst in den obersten Regionen weichen sie nach der Peripherie ab. Die dem Parasiten eigenen Bündel teilen sich bei den erstgenannten Arten in zwei Zonen auf, eine zentrale und eine periphere, welche Aufteilung gegen die Region der angelegten Blütensprosse hin immer deutlicher hervortritt. Bei *B. globosa* verschwinden die peripheren Bündel in der obersten Region der

Knolle fast vollständig. Die Anordnung der dem Parasiten eigenen Stränge an Querschnitten durch beliebige Knollenarten erinnert an den Typus der Bündelverteilung in Stengelorganen von Monokotyledonen. Eine derartige Aufteilung des Leitungssystems der *Balanophora*-Knolle entspricht dem Bedürfnis der möglichst allseitigen Entnahme von Bildungsstoffen aus dem Knollengewebe zur Zeit der Entfaltung der Infloreszenzen.

10. Durch leptomartige Zellreihen, welche die Scheide der Nährwurzeläste mit dem Leptom der knolleneigenen Bündel verbinden, ist ein Zusammenhang dieser mit den Nährwurzelästen hergestellt. In den basalen Knollenpartien kommen solche Verbindungen selten vor, häufiger hingegen in den oberen Regionen der Knollen. Dieses unterschiedliche Verhalten wird in der Weise erklärt, daß hier oben ein im Vergleich zu den unteren Knollenteilen rascheres Wachstum des Parasiten stattfindet, weshalb eine beschleunigte Abfuhr der Absorptionsprodukte des Thallus zweckdienlich erscheint.

11. Die Bündel der Infloreszenzachse entstehen aus isolierten Meristemstreifen, die sich im apikalen Teil der endogenen Infloreszenzanlage bilden. Indem sich die genannten Meristeme basipetal fortsetzen, kommt es zu deren Anschluß an die zentral gelagerten, knolleneigenen Bündel. Sind die Infloreszenzen einmal aus der Knolle hervorgebrochen, dann befinden sich die beiden genannten Bündelsysteme in so innigem Zusammenhang, daß man den Eindruck gewinnt, als gingen die zentralen, knolleneigenen Bündel direkt, d. i. durch Weiterwachsen, in die Achse des Blütenstandes über.

12. In vielen Punkten, zum Teil solchen von grundlegender Bedeutung, ergeben sich Kontroversen mit den Anschauungen Van Tieghem's über den Bau der *Balanophora*-Knolle, die, im wesentlichen schon von Heinricher erledigt, hier in möglichst knapper Form gehalten wurden.

Zusatz.

Van Tieghem scheint p. 154 seiner Abhandlung den sternförmigen Pusteln, die sich an der Knollenoberfläche mehrerer *Balanophora*-Arten finden, die Funktion von Lenti-

cellen zuzusprechen. Wegen der äußeren Ähnlichkeit dieser Pusteln mit Lenticellen dachte ich anfänglich ein gleiches. Doch ist die Ähnlichkeit wirklich eine bloß äußerliche. Abgesehen davon, daß die Pusteln, wie auch Van Tieghem bemerkt, nicht sekundären Ursprungs sind, weist deren anatomischer Bau keinerlei Merkmale eines den Lenticellen vergleichbaren Durchlüftungsorganes auf; denn es fehlt jede Spur des für Lenticellen so charakteristischen Füllgewebes, das durch eine Verjüngungsschicht beständig ergänzt werden sollte. Unrichtig ist, wenn Van Tieghem l. c. angibt: »In jeder der Pusteln verholzen die äußeren, rindenartigen Schichten ihre Membranen, ohne sie jedoch zu verdicken, wie es die Epidermis selbst tut, und zu gleicher Zeit runden sie ihre Zellen ab und trennen sie seitlich; es entstehen dadurch Längsgänge, welche nach außenhin durch das Auseinanderweichen der übergclagerten Epidermiszellen münden.« Ich habe in Fig. 4, Taf. II, meiner Arbeit über die Knollenrinde von *Balanophora* den Querschnitt durch eine Sternpustel dargestellt. Das Knollenparenchym, welches an die trichterförmige Einsenkung der Pustel heranreicht, ist unverholzt und zeigt keine Intercellularen. Eine Isolierung von Zellen ist nur in der äußersten, stark verholzten Rindenpartie der umgebenden, wallartigen Wucherungen bemerkbar. Die dadurch entstehenden Zwischenräume können aber für den Gaswechsel der Knolle gar nicht in Betracht kommen, sonst müßten sie offenbar eine Fortsetzung weiter ins Innere des peripheren Knollengewebes haben. Das Vorhandensein von Längsgängen in den äußeren, rindenartigen Schichten muß ich aber entschieden in Abrede stellen.

Mit Bezug auf meine früheren Ausführungen halte ich daran fest, daß die Pusteln oder Sternwarzen besondere Organe der verholzten Knollenrinde darstellen, welche letztere in der Funktion der Wasseraufnahme unterstützen, ja zu erhöhter Wasserabsorption befähigt sind und demnach als »Wasserfänge« bezeichnet werden können.[1]

[1] Strigl, »Der anatomische Bau der Knollenrinde von *Balanophora*...«, l. c. p. 1058.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I.

Die Fig. 1 bis 3 beziehen sich auf das junge Knöllchen von *B. elongata* (vgl. Anmerkung 1, *B*, *b*, p. 1128).

Fig. 1. Nach einem Querschnitt durch das Knöllchen in basaler Region, wo der eingetretene Wirtswurzelast sich zu teilen beginnt. Nest zusammenhängender Thalluszellen mit den großen Kernen, deren Inhaltsstoffe bei der angewandten Hämatoxylintinktion deutlich hervortraten. Zellplasma nicht eingezeichnet. Bei *a'* größere, bei *a* kleinere Ansammlungen geflossener Massen von gelöster Holzsubstanz des Wirtsgewebes. Ableitungszelle *A* schließt, das Wirtsgewebe durchquerend, links an Thalluszellen, rechts an die durch stärkere Wände sich kennzeichnende Partie von Scheidegewebe an; *s* letzterem angehörige Zellen. Vergr. 235.

Fig. 2. Partie aus einem Längsschnitt durch den hypertrophischen Teil der Wirtswurzel an der Ansatzstelle des Knöllchens. Mehrere Thalluszellen von undeutlicher Abgrenzung gegen das Wirtsgewebe. Bei *d* ist die Membran der unteren, großen Thalluszelle abgehoben und deshalb hier besser zu verfolgen. Zelle *T* übte lebend durch ihren Turgor auf das rechts anliegende Gefäß einen anscheinend erheblichen Druck aus, drei andere tracheale Elemente sind an der Stelle, wo sich die Thalluszelle befindet, wahrscheinlich weitgehend gelöst, oben und unten kommen die unversehrten Fortsetzungen derselben zum Vorschein. Bei *c* von unten durchschimmernde Reste trachealer Elemente, deren Verdickungsleisten sich mit basischem Fuchsin kaum mehr färbten. *a* deutet geflossene Massen an, ebenso *b*; hier finden sich gleiche Körner wie in den Thalluszellkernen, sie sind aber einem braungelben Gerinnsel eingelagert. Vergr. 235.

Fig. 3. Kern einer Thalluszelle bei 1020facher Vergrößerung. Das Nähere im Texte p. 1141.

Fig. 4. Verbindung eines Knollenbündels mit einem Nährwurzelast vermittels leptomartiger Zellreihen an einem Querschnitt durch die oberste Partie des Knollenastes von *B. sp.*, Fig. 3, Taf. III. — *SS* die verholzte, hier nur mehr aus einer Zellreihe bestehende Scheide. Vergr. 145.

Taf. II.

Die Fig. 1 und 2 beziehen sich wiederum auf das junge Knöllchen von *B. elongata*.

Fig. 1. Partie eines Längsschnittes durch die Wirtswurzel unter der Ansatzstelle des Knöllchens. Thalluszelle *T* entsendete einen englumigen Fortsatz, der bereits einen Kern enthält, aber noch nicht durch eine Querwand abgetrennt ist. Bei *b* schien die Thalluszelle auf benachbarte Tracheiden lösend einzuwirken. Bei *a* geflossene Holzmassen. Vergrößerung 235.

Fig. 2. Partie aus einem längsgetroffenen Nährwurzelast im Knöllchen. Man sieht, wie sich die Thalluszellen den trachealen Elementen enge anschmiegen. Infolge der Übereinanderlagerung mehrerer Thalluszellen im mittleren Teile der Figur ist die Zugehörigkeit der Membranen daselbst unklar. Bei *a* gummöse, geflossene Massen in Lücken des Gewebes. Vergr. 350.

Fig. 3. Annähernd längsmedian getroffenes Ende eines Nährwurzelastes (Knöllchen *B, c* in Anmerkung 1, p. 1128). Oberhalb der Spitze des Nährwurzelastes meristematisches Parasitengewebe. Von diesem basipetal abgegebene Zellreihen werden vom Wirtsgewebe umwachsen und stellen so den jungen Thallus vor. In der mittleren dieser Zellreihen ist der strenge Zusammenhang der einzelnen Elemente auf eine weitere Strecke zu verfolgen. — Durch schärfere Linien ist eine Scheide um den Nährwurzelast markiert. In Wirklichkeit ist sie nur durch die Gestalt ihrer Zellen, nicht aber durch Membranverholzung als solche erkennbar, befindet sich demnach erst im Stadium der Anlage. Gezeichnet nach einem mit Säurefuchsin gefärbten Präparat. Daher in den Zellkernen nur die Nucleoli (manchmal deren zwei in einem Kerne) ersichtlich. Vergr. 145.

Fig. 4 bis 10. Verschiedene, von der gewöhnlichen runden Gestalt durch starke Längsstreckung oder Krümmung abweichende Thalluszellkerne aus einem Nährwurzelast der *B. globosa* (vgl. Anmerkung 1, *A*, *a*, p. 1128). Solche Formen sind wahrscheinlich als Ergebnis von Schrumpfungen infolge verlangsamter Einwirkung des Fixierungsmittels zu deuten. Das Präparat war mit Kernschwarztinktion behandelt worden. Die Einschlüsse blieben ungefärbt. Vergr. allgemein 550.

Nota: Sämtliche Abbildungen auf Taf. I und II wurden unter Benützung eines Zeiß'schen Zeichenprismas hergestellt.

Taf. III.

Fig. 1 bis 3 nach photographischer Aufnahme von Bleistiftzeichnungen. — Fig. 4 bis 8 nach photographierten Kanadabalsampräparaten (Behandlung der Schnitte: Extraktion des Balanophorins mittels Äthers. Färbung mit basischem Fuchsin und Pikrinsäure). — Für die gütige Besorgung dieser Aufnahmen sagt Verfasser dem Herrn Privatdozenten Dr. A. Wagner besten Dank.

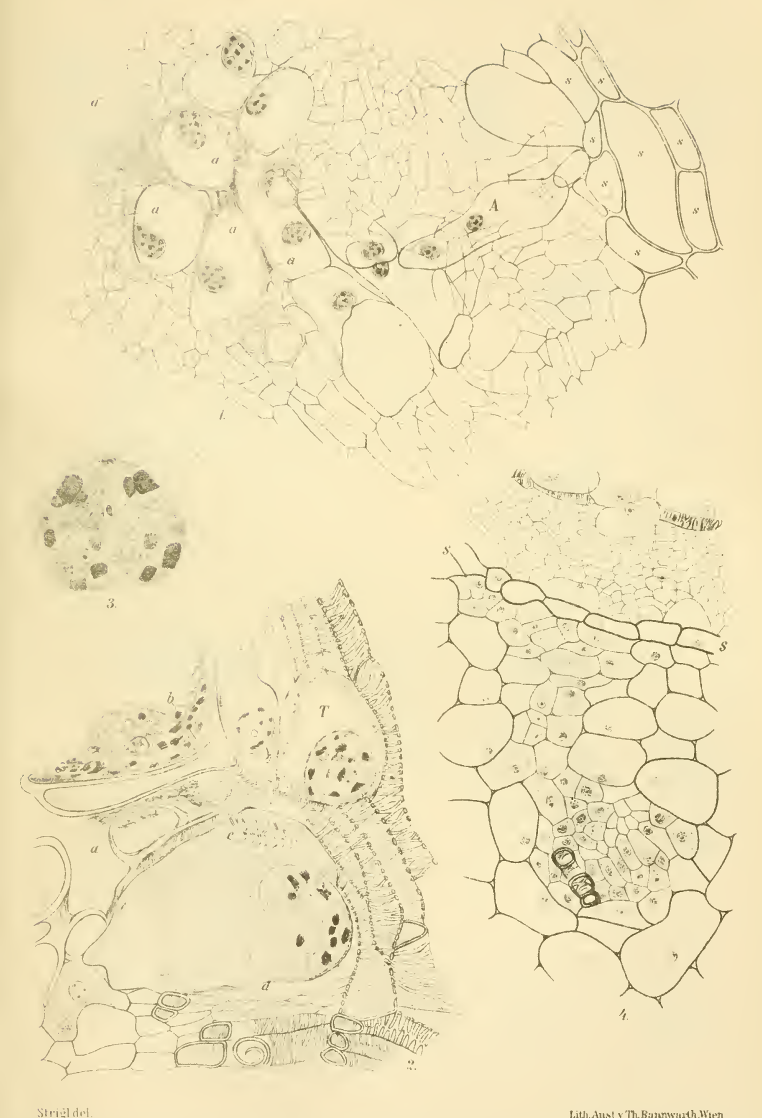
Fig. 1 bis 3. Endstücke von *Balanophora*-Knollen mit mehr weniger weit entwickelten ♀ Infloreszenzen. 1 von *B. globosa*, 2 von *B. elongata*, 3 von *B. sp.* (vgl. dazu Anmerkung 1 und 2, p. 1128). Natürliche Größe.

Fig. 4. Querschnitt durch die Knolle von *B. globosa* in der Region des Striches in Fig. 1. Größere, dunkle Kreise oder Streifen bedeuten hier wie in den Fig. 5 bis 8 die quer, beziehungsweise schief getroffenen Nährwurzeläste, während die dem Parasiten eigenen Bündel als dunkle Punkte oder Striche hervortreten. Erstere nähern sich der Knollenperipherie; Zweige werden nur mehr nach dieser hin abgegeben. Die der Knolle eigenen Bündel nehmen hier fast ausschließlich die mittlere Knollenpartie ein. Mit *x* ist hier wie auch in den Fig. 5, 7 und 8 ein kurzer Verbindungsstrang zwischen einem Nährwurzelast und einem (in diesem Falle unter der Schnittfläche endigenden) knolleneigenen Bündel angedeutet. Die zwei mit *a* bezeichneten Stellen bedürfen insofern einer Erklärung, als hier nicht etwa Verbindungen zwischen Nährwurzelästen und der Knollenrinde bestehen, sondern die dunklen Streifen nur durch Faltungen des Schnittes und damit zusammenhängende Übereinanderlagerung von Gewebe hervorgerufen sind. In der Umgebung von *b* ist der Schnitt infolge Pressung zerrissen. Vergr. 2·7.

Fig. 5. Querschnitt durch die Knolle von *B. elongata* (in der Nähe der durch den unteren Strich in Fig. 2 angedeuteten Region). Die Nährwurzeläste weichen ebenfalls gegen die Peripherie aus. Periphere, knolleneigene Bündel in größerer Zahl vorhanden. Vergr. 3.

Fig. 6 bis 8. Der Reihe nach der 7., 20. und 61. Schnitt aus der Serie von Querschnitten, die durch das Endstück der Knolle von *B. sp.* (Fig. 3, vom Strich an aufwärts) angefertigt wurden. Von 6 bis 8 nimmt sowohl die Zahl der Nährwurzeläste als auch jene der dem Parasiten eigenen Stränge zu. *x* bedeutet wiederum Verbindungen von Knollenbündeln mit Nährwurzelästen; reichlicher sind solche in dem durch Fig. 8 wiedergegebenen Schnitte vorhanden. Hier bildet das Knollengewebe einen ringförmigen Wulst um die bereits abgehobene Infloreszenzachse, deren Bündel als die direkte Fortsetzung der zentralen Knollenbündel erscheinen.

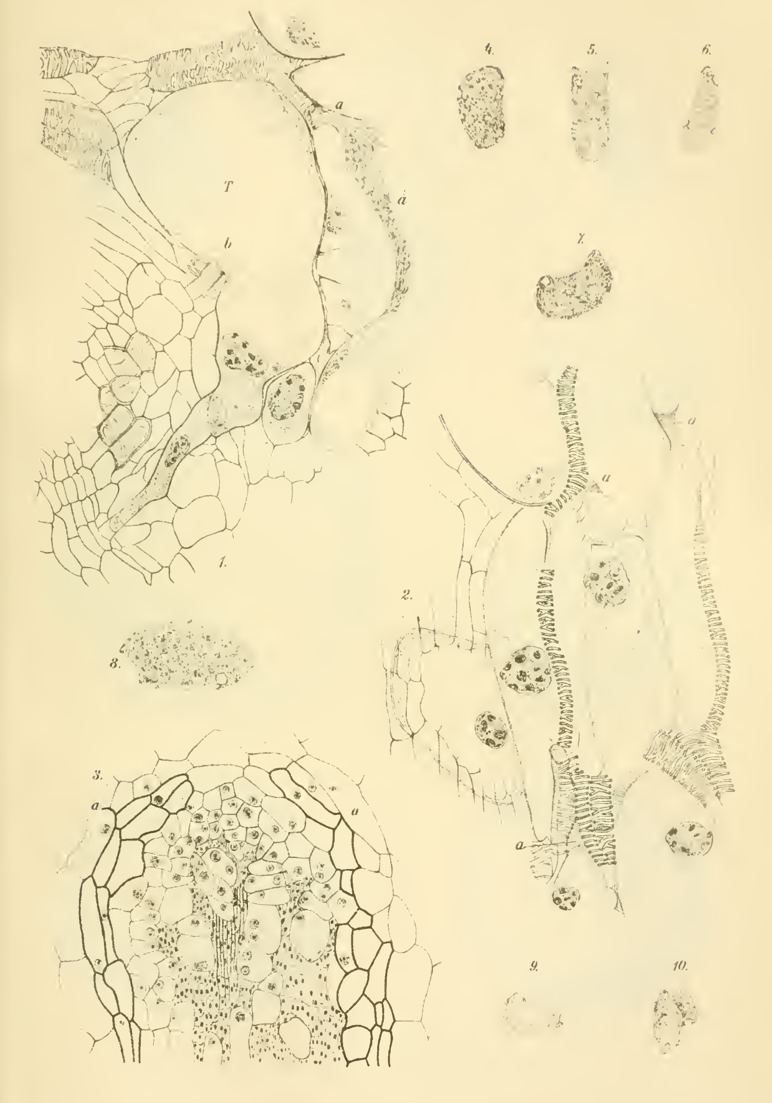




Strigl del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien

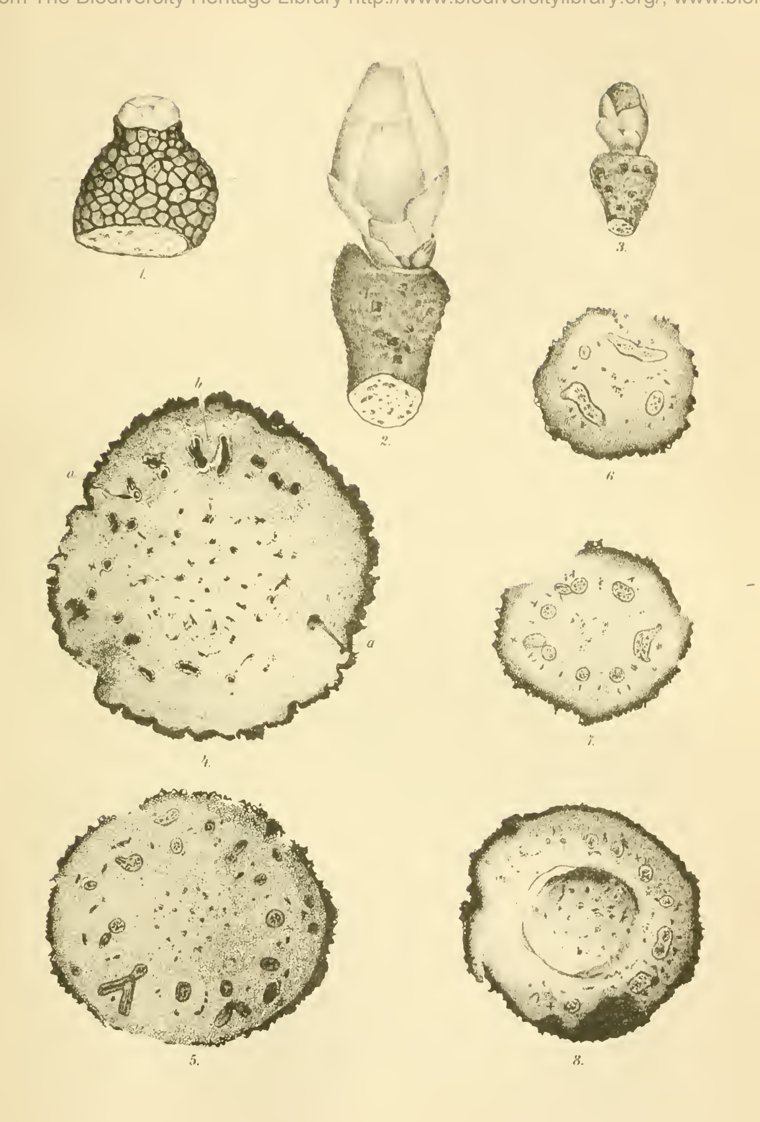




Strigl del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.





Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.